

Versuch einer Analyse der die Stoffwechselintensität
("Ruheumsatz") von Asterias rubens L.
beeinflussenden Faktoren

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
der Hohen Philosophischen Fakultät
der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel



Vorgelegt
von
Ortrud von Bismarck

K i e l
1 9 5 8

1. Berichterstatter: Prof. Dr. C. Schlieper
2. Berichterstatter: Prof. Dr. C. Hoffmann

Tag der mündlichen Prüfung:

Zum Druck genehmigt. Kiel, den

} 26. JUL 1958

Dekan

gen. Berre

M e i n e r M u t t e r

Inhaltsverzeichnis

	Seite
I. Einleitung	1
II. Material und Methode	2
III. Die Abhängigkeit der Stoffwechselintensität von äußeren Faktoren	10
1. Temperatur	10
2. Sauerstoffspannung	22
a) Überhöhte Sauerstoffspannung	22
b) Herabgesetzte Sauerstoffspannung	23
3. Salzgehalt	27
IV. Die Abhängigkeit der Stoffwechselintensität von "inneren" Faktoren	29
1. Ernährungszustand	29
2. Tagesrhythmus	33
3. Gonadenentwicklung (Jahresrhythmus)	36
4. Lebendgewicht und Oberfläche	43
a) Ganze Tiere	43
b) Isolierte Gewebe	57
V. Diskussion der Ergebnisse	62
VI. Zusammenfassung	67
Literaturverzeichnis	70

I. Einleitung =====

Nach allem, was wir bisher über die Physiologie der Seesterne wissen, besitzen sie keine oder nur sehr geringe Fähigkeiten, sich den Einflüssen der physikalischen und chemischen Außenfaktoren zu entziehen. In osmotischer Hinsicht sind sie, wie schon BOTTAZZI (1907) bemerkt hat, "ein Spielball der Außenfaktoren". Ebenso ist bisher der Nachweis einer individuellen Temperaturadaptation des Stoffwechsels bei Asteroiden meines Wissens noch nicht gelungen. Schließlich haben SCHLIEFER (1929), MEYER (1935) u.a. nachgewiesen, daß die Atmungsintensität direkt vom Salzgehalt beeinflußt wird und ein Maximum etwa bei 25 ‰ S aufweist. Außerdem scheint die Atmung vom Sauerstoffdruck abzuhängen und mit diesem zu steigen und zu fallen (HYMANN 1929, MEYER 1935). Die Bewegungsaktivität hat bei *Asterias rubens* dagegen nach KOWALSKI (1954) anscheinend ihr Maximum bei der mittleren Temperatur des Wohngewässers, in dem betreffenden Falle etwa bei 10°C; sie war sowohl bei 5°C (Kälteeinfluß) als auch bei 15°C (Wärmeschädigung) erniedrigt.

Unter Berücksichtigung der bisherigen Befunde wurde als Grundtemperatur für meine Stoffwechseluntersuchungen die mittlere Temperatur des Standortes von 10°C gewählt. Es wurde also in jedem Monat während eines ganzen Jahres in Einzelversuchen der Sauerstoffverbrauch von 18 - 20 verschieden großen Exemplaren bei 10°C gemessen. Da es bei einem wirbellosen Tier nicht möglich ist, ähnlich wie bei einem Warmblüter einen echten "Grundumsatz" zu bestimmen, wurde jeweils nach

mehrstündiger Anpassung an konstante Versuchsbedingungen (Ruhe, braune Glasbehälter) untersucht. Dabei wurden die Versuchstiere im langsam strömenden Meerwasser vom Salzgehalt des Fundortes (15 ‰ S) gehalten. Von einer Narkotisierung der Versuchstiere wurde abgesehen, da jedes Narkotikum bei diesen sehr empfindlichen Organismen den Stoffwechsel beeinflusst. Außerdem wurde in weiteren Versuchsreihen der Einfluß der Temperatur, der Sauerstoffspannung und des Ernährungszustandes analysiert. Schließlich wurde auch in langfristigen, mehrtägigen Versuchen das eventuelle Vorhandensein eines Tagesrhythmus kontrolliert. Der experimentelle Teil der Arbeit erstreckte sich über einen Zeitraum von 13 Monaten (Mai 1956 - Mai 1957). Insgesamt wurden hierbei 401 Sauerstoffbestimmungen durchgeführt und 298 Seesterne untersucht.

II. Material und Methode =====

1. Versuchsmaterial

Als Versuchsmaterial dienten Exemplare von *Asterias rubens* aus der Kieler Förde. Die Versuchstiere wurden mit unserem Forschungskutter "Südfall" bei Tonne C aus etwa 10 m Tiefe jeweils zweimal im Monat mit der Dredge gefangen. Die Tiere wurden sofort nach dem Fang in bedeckten Eimern schnellstens zum Institut transportiert. Für vergleichende Untersuchungen wurden außerdem Tiere verwendet, die aus rund 30 m Tiefe aus der Weissnisrinne südlich der dänischen Insel

Erö stammten.

2. Haltung der Seesterne im Institut

Im Institut wurden jeweils 30 Tiere zunächst in großen Becken (ca. 150 l) in fließendem, ständig durchlüftetem Seewasser untergebracht, dessen Salzgehalt bei 15 ‰ und dessen Temperatur etwa bei 12°C konstant gehalten werden konnte. Die Tiere wurden nicht gefüttert. Es wurden nur völlig intakte Tiere verwendet.

3. Feststellung der Körpermaße (Bezugsgrößen)

a) Gewicht

Das Lebendgewicht wurde mit einer Apothekerwaage bestimmt (Fehlergrenze 0,025 g). Um das Haftwasser zu entfernen, wurden die Tiere schnell vor dem Wiegen zum Abtropfen auf ein Sieb gelegt und anschließend vorsichtig kurz mit Filtrierpapier abgetupft.

b) Radius

Der Radius wurde an jedem Tier nach Überführung in eine flache Glasschale mit Hilfe von untergelegtem Millimeterpapier auf 1 mm genau gemessen.

c) Gonaden

Nach Abpräparieren der Rückenhaut wurden die 10 Gonadenbündel vorsichtig herausgelöst und danach ihre Länge in Seewasser auf Millimeterpapier bestimmt. Anschließend wurden die Gonaden auf Filtrierpapier getrocknet und auf der Waage

gewogen. Das Geschlecht der Tiere wurde in einem Quetschpräparat der Gonaden unter dem Mikroskop festgestellt.

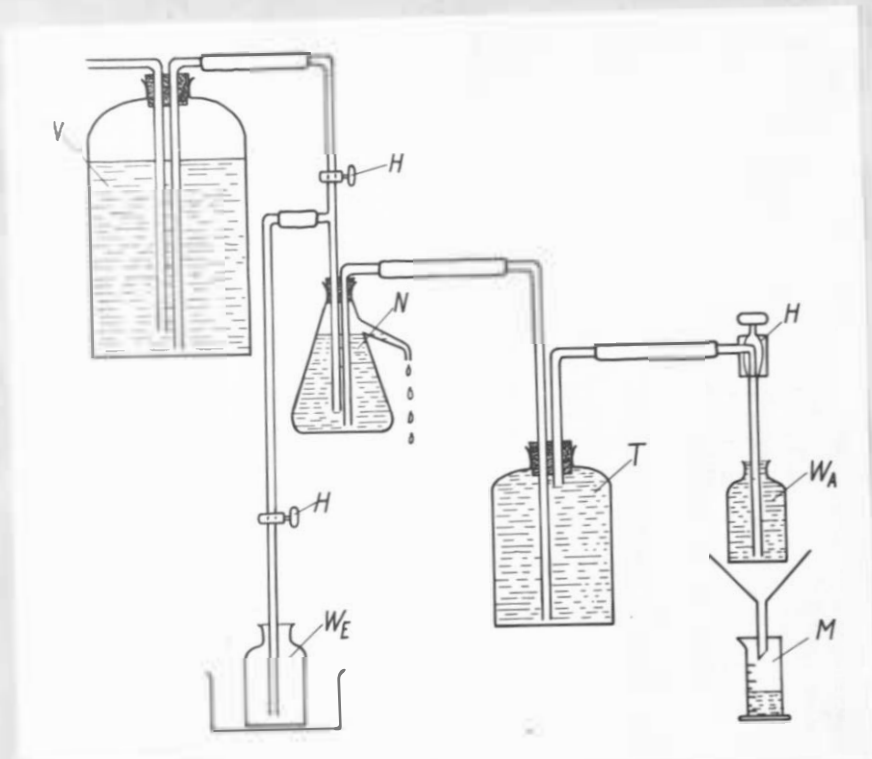
4. Versuchsapparatur

Alle Atmungsmessungen wurden in folgender Apparatur durchgeführt (s. Abb.1): aus einer 10-l-Vorratsflasche (V) wurde das Seewasser über ein Niveaugefäß (N) geleitet, um eine wirklich konstante Durchströmungsgeschwindigkeit (10 ccm/Min.) zu erhalten. Zwischen Vorratsflasche und Niveaugefäß wurde eine auswechselbare Winklerflasche (W_E) eingeschaltet, um darin den Sauerstoffdruck des zufließenden Vorratswassers bestimmen zu können. Vom Niveaugefäß aus strömte das Wasser in zwei Tierbehälter (T_1 und T_2). Sie faßten je 250 ccm und waren aus braunem Glas. Aus den Tierbehältern wurde das Wasser über je einen Hahn (H_1 und H_2) geleitet, der zum Einregulieren der Durchströmungsgeschwindigkeit diente. Von hier aus konnte das Wasser durch Glasrohre in die ständig gefüllten Winklerflaschen (W_{A1} und W_{A2}) fließen. Die Glasrohre führten bis auf den Boden der Flaschen. Mit dem Meßkolben (M) konnte die Durchströmungsgeschwindigkeit regelmäßig überprüft werden.

5. Versuchsdurchführung

Die Grundversuche wurden in einer temperaturkonstanten Kammer bei 10°C durchgeführt. Die Tiere wurden vor jedem Versuch mindestens 48 Stunden an diese Temperatur angepaßt. Das

Abbildung 1



Apparatur zur Messung des Sauerstoffverbrauches
ganzer Seesterne in fließendem Meerwasser

H = Hahn, M = Meßzylinder, N = Niveaugefäß,

T = Tierbehälter, V = Vorratsflasche,

W_A und W_E = Winklerflaschen

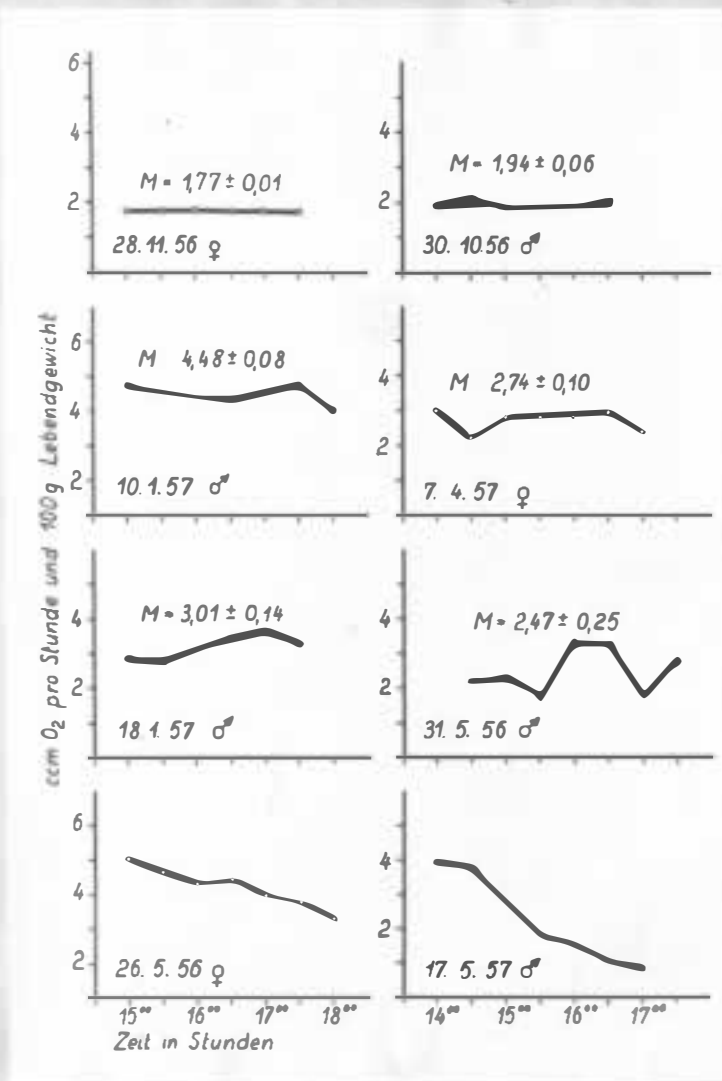
flaschen (je 50 ccm) wurden mit 0,5 ccm KJ-haltiger 33prozentiger Natronlauge und 0,5 ccm 40prozentigen Manganchlorürs versetzt. Diese so vorbereiteten Flaschen wurden stark geschüttelt und der abgesetzte Niederschlag mit 3 ccm rauchender Salzsäure gelöst. Natriumthiosulfatlösung (n/100) diente zur Titration; als Indikator wurde zweiprozentige Stärkelösung benutzt.

Abbildung 2 zeigt eine Auswahl von Sauerstoffmessungen. Verwertet wurden nur solche Messungen, die einigermaßen konstante Ergebnisse hatten. Ausgeschieden wurden besonders auch Versuche, bei denen ein sinkender Sauerstoffverbrauch gemessen wurde, da die Versuchstiere in diesem Fall wohl irgendwie geschädigt waren.

7. Vorversuch

In einem Vorversuch wurde geprüft, ob es berechtigt ist, alle Sauerstoffmessungen auf das Gesamtlebendgewicht zu beziehen. Ein verschiedener Prozentgehalt Coelomflüssigkeit bei kleinen und großen Tieren würde, da diese keinen oder höchstens einen sehr geringen Anteil am Sauerstoffverbrauch hat, eine solche Beziehung verfälschen. Es wurden daher 10 Tiere aller Gewichtsklassen nach der oben beschriebenen Methode gewogen, sodann die Arme geöffnet und nach Ablauf der Coelomflüssigkeit noch einmal gewogen. Anschließend wurde das Trockengewicht nach zweistündigem Trocknen bei 100°C bestimmt. Die Ergebnisse der Versuche sind in Tabelle 1 eingetragen. Aus ihnen geht hervor, daß kein großer Unterschied im Prozentgehalt der Coelomflüssigkeit zwischen kleinen und

Abbildung 2



Beispiele mehrstündiger Atmungsmessungen an ganzen Seesternen im strömenden Meerwasser (Wassertemperatur 10°C)

großen Tieren zu finden ist.

Tabelle 1

Bestimmung des Volumens der Coelomflüssigkeit bei verschiedenen großen Exemplaren von *Asterias rubens* aus Brackwasser von 15 ‰ Salzgehalt

Tier Nr.	Lebendgewicht in g	Trockengewicht in g	Coelomflüssigkeit in g	Coelomflüssigkeit in ‰ des Lebendgewichtes
1	2,6	0,4	0,9	34,6
2	9,2	1,4	2,4	26,0
3	10,8	2,2	2,6	24,1
4	12,3	2,0	3,8	30,9
5	22,2	3,4	7,4	33,3
6	22,5	5,8	4,7	20,9
7	22,6	3,8	6,2	27,5
8	28,0	4,5	10,1	36,0
9	44,1	7,0	15,5	35,2
10	46,5	7,2	16,8	36,2
Mittelwert:				30,9

8. Benutzte Abkürzungen

Die in den Abbildungen und Tabellen benutzten Abkürzungen bedeuten:

Lg	=	Lebendgewicht in g
R	=	Radius in cm
Gg	=	Gonadengewicht in g
m Gl	=	Mittlere Gonadenlänge in cm
Gg %	=	Gonadengewicht in ‰ des Lebendgewichtes
m Gl %	=	Mittlere Gonadenlänge in ‰ des Radius

III. Die Abhängigkeit der Stoffwechselintensität von ===== äußeren Faktoren =====

1. Temperatur

Da wohl allgemein von den äußeren Faktoren bei marinen Evertebraten die Temperatur die größte biologische Bedeutung hat, wurde zunächst der Einfluß kurzfristiger Temperaturänderungen auf den Stoffwechsel von *Asterias rubens* untersucht.

Zunächst wurde der Sauerstoffverbrauch des Seesternes vor und nach einer plötzlichen Änderung der Wassertemperatur um 5°C gemessen, wobei 10°C als Ausgangstemperatur diente. Hierzu wurden die Tiere jeweils vorher 8 Tage bei 10°C gehalten, und anschließend wurde der Sauerstoffverbrauch nach dreistündiger Anpassung der Tiere an die Apparatur bestimmt. Die Tiere verblieben dann nach der Messung für die Nacht noch in der 10°C -Kammer. Am folgenden Tag wurde die Atmung nach Überführung der Seesterne in 5°C und dreistündiger Anpassung gemessen (siehe Tabelle 2). Eine derartige dreistündige Anpassung an die jeweils veränderten Versuchsbedingungen erfolgte sowohl bei den Temperaturversuchen als auch bei den später zu behandelnden Untersuchungen und wird daher im folgenden nicht mehr betont werden.

Die Seesterne waren während dieser Versuche bei 10°C nicht vollständig ruhig, d.h. sie krochen z.T. an der Gefäßwand entlang oder bewegten zumindest die Füßchen. Bei 5°C dagegen unterblieb in den meisten Fällen das Umherkriechen im Gefäß, auch die Füßchenbewegung war wesentlich schwächer.

Tabelle 2

Der Einfluß der Temperatur auf den Sauerstoffverbrauch
von *Asterias rubens* ($10^{\circ} \rightarrow 5^{\circ}\text{C}$)

a) Größenmaße der Versuchstiere

Datum	Versuch Nr.	Geschlecht	Lebend- gewicht in g	Radius in cm	Gonaden- gewicht in g
29.8.56	1	männlich	12,35	4,3	0,07
29.8.56	2	weiblich	11,08	3,8	0,05
6.9.56	3	weiblich	12,4	4,4	0,20
6.9.56	4	männlich	11,8	3,5	0,15

b) Sauerstoffverbrauch

Nr.	t °C	Anpassungs- zeit in Tagen	Sauerstoffverbrauch		Q ₁₀
			ccm/h u. 100 g Lg	%	
1	10	8	5,25	100	2,5
	5	3 Std.	3,30	63	
2	10	8	6,91	100	4,2
	5	3 Std.	3,41	49	
3	10	8	5,40	100	4,1
	5	3 Std.	2,63	49	
4	10	8	5,83	100	6,9
	5	3 Std.	2,22	38	
Mittelwerte:		bei 10°C	5,85	100	4,4
		bei 5°C	2,89		

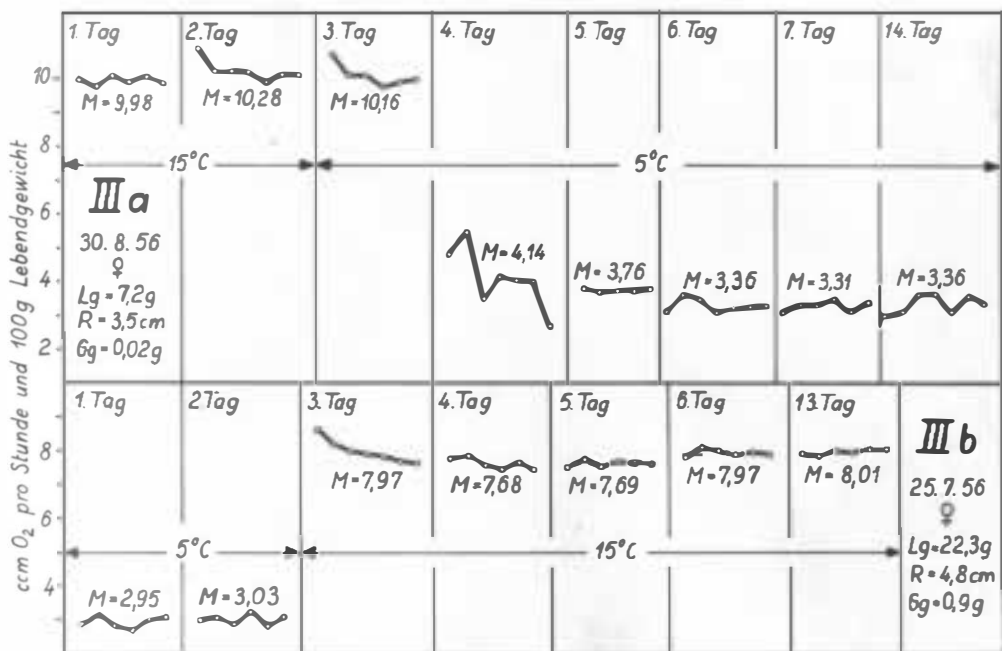
Die Tiere saßen meist auf halber Höhe des Gefäßes dicht an die Gefäßwand gepreßt. (Alle in Gefangenschaft befindlichen Tiere zeigen dieses Hochkriechen an den Wandungen der Behälter mehr oder minder ausgeprägt. Saßen die Tiere während der Versuche am Boden der Gefäße, so waren sie meist irgendwie geschädigt, was dann auch aus dem abfallenden Sauerstoffverbrauch hervorging. Meßergebnisse solcher Tiere wurden nicht verwandt.)

Aus Tabelle 2 geht hervor, daß der Sauerstoffverbrauch bei 5°C um rund 50 % niedriger als bei 10°C ist. Der Temperaturquotient Q_{10} von 4,4 ist relativ hoch.

Anschließend wurde der Sauerstoffverbrauch bei 15°C (Adaptationstemperatur) und 5°C (Endtemperatur) untersucht. Dem Anschein nach waren die ebenfalls acht Tage adaptierten Tiere bei 15°C etwa im gleichen Maße aktiv wie bei 10°C. Aus den in Tabelle 3 und Abbildung 3a wiedergegebenen Daten geht hervor, daß der Sauerstoffverbrauch nach Überführung aus 15°C in 5°C um rund 50 % fällt. Der Unterschied ist also etwa genauso groß wie bei dem Temperatursprung von 10°C auf 5°C. Nach weiterer achttägiger Adaptation an 5°C ist aber der Sauerstoffverbrauch in drei von vier Versuchen zusätzlich um rund 10 % abgesunken. Bei diesem Vorgang handelt es sich keineswegs um den Effekt einer Schädigung, da die Seesterne (vergleiche Nr.1 und 2 in Tabelle 3) nach Zurückführung in 15°C die anfängliche Höhe ihres Sauerstoffverbrauches vollständig wieder erreichten bzw. sogar überschritten.

Um die Anpassung unserer Seesterne an die herabgesetzte

Abbildung 3



- 3a) Der Einfluß der Temperatur auf den Sauerstoffverbrauch von *Asterias rubens* (15° → 5°C)
- 3b) Der Einfluß der Temperatur auf den Sauerstoffverbrauch von *Asterias rubens* (5° → 15°C)

Wassertemperatur genauer zu beobachten, wurde nunmehr in zwei weiteren Versuchen folgendermaßen vorgegangen: Zunächst wurde der Sauerstoffverbrauch der langadaptierten Seesterne drei Tage lang bei 15°C gemessen (vgl. Tab.3 Nr.5 und 6). Er war während dieser Zeit, von kleinen Schwankungen abgesehen, im wesentlichen konstant. Nach direkter Überführung in 5°C fiel er dann, d.h. innerhalb der ersten Stunden, um 52 bzw. 59 %. Am nächsten Tag war der Sauerstoffverbrauch zusätzlich um 11 bzw. 4 % abgesunken. Auf diesem Niveau blieb er dann und zeigte auch nach weiterer Adaptation an 5°C keine wesentliche Änderung mehr. Hieraus kann wohl geschlossen werden, daß die Anpassung der Stoffwechselintensität beim Seestern an eine veränderte Wasser-

Tabelle 3

Der Einfluß der Temperatur auf den Sauerstoffverbrauch von *Asterias rubens* (15°C → 5°C)

a) Größenmaße der Versuchstiere

Datum	Versuch Nr.	Geschlecht	Lebend- gewicht in g	Radius in cm	Gonaden- gewicht in g
20.6.56	1	männlich	12,7	3,7	1,45
20.6.56	2	weiblich	14,75	4,9	0,86
4.7.56	3	männlich	12,05	4,1	0,05
4.7.56	4	männlich	13,7	3,3	0,16
25.7.56	5	männlich	28,6	5,0	1,30
25.7.56	6	weiblich	22,3	4,3	0,90

Tabelle 3

b) Sauerstoffverbrauch

Nr.	t °C	Anpassungs- zeit in Tagen	Sauerstoffverbrauch		Q ₁₀
			ccm/h u. 100 g Lg	%	
1	15	8	5,15	100	2,1
	5	3 Std.	3,08	60	
	5	8	2,46	48	
	15	3 Std.	5,85	114	
2	15	8	4,12	100	2,2
	5	3 Std.	1,81	44	
	5	8	1,87	45	
	15	3 Std.	4,15	101	
3	15	8	7,16	100	3,5
	5	3 Std.	3,05	43	
	5	8	2,05	29	
4	15	8	5,13	100	2,6
	5	3 Std.	2,55	50	
	5	8	1,94	38	
5	15	8	4,01		2,7
	15	9	3,99	100	
	15	10	3,98		
	5	3 Std.	1,90	48	
	5	1	1,45	36	
	5	2	1,46	36	
	5	3	1,47	36	
	5	10	1,46	36	
6	15	8	9,98		3,1
	15	9	10,28	100	
	15	10	10,16		
	5	3 Std.	4,14	41	
	5	1	3,76	37	
	5	2	3,36	33	
	5	3	3,31	33	
	5	10	3,36	33	
Mittelwerte:		bei 15°C	5,95	100	2,7
		bei 5°C	2,19	38	

temperatur beträchtlich länger dauert als die Angleichung der Körpertemperatur. Aber immerhin muß zunächst angenommen werden, daß diese Angleichung des Stoffwechsels an die veränderte Wassertemperatur nicht länger als einen Tag dauert.

Sehr uneinheitliche Ergebnisse wurden dagegen bei plötzlicher Erhöhung der Wassertemperatur von 10° auf 15° erhalten. Einzelne Tiere zeigten nach eintägiger Anpassung einen nur wenig veränderten Sauerstoffverbrauch (siehe Tabelle 4 Nr. 1, 4 und 6). Andere Seesterne hatten dagegen nach derselben Zeit einen auf 134 %, 179 % bzw. 223 % erhöhten Sauerstoffverbrauch (Nr. 5, 3 und 2 der Tabelle 4). Ich möchte annehmen, daß die Exemplare mit unverändertem Sauerstoffverbrauch durch die plötzliche Temperaturerhöhung irgendwie geschädigt waren. In diesem Zusammenhang sei daran erinnert, daß auch KOWALSKI (1955) bei Überführung von Ostsee-Seesternen aus 10° in 15°C keine Erhöhung der Bewegungsaktivität fand.

In einer weiteren Versuchsreihe wurden dann einige Seesterne, die mindestens eine Woche an 5° adaptiert worden waren, direkt in 15°C überführt (siehe Tabelle 5 und Abbildung 3b). Es muß angenommen werden, daß diese Exemplare sämtlich in besserem Zustand waren, denn sie reagierten einheitlich auf die Erhöhung der Wassertemperatur unmittelbar durch eine beträchtliche Steigung ihres Sauerstoffverbrauches auf 220 - 350 % (siehe Tabelle 5). Dieses hohe Niveau der Atmungsintensität blieb dann bei längerem Aufenthalt (bis zu zehn Tagen) in dem auf 15°C erwärmten Meerwasser nahezu un-

Tabelle 4

Der Einfluß der Temperatur auf den Sauerstoffverbrauch von *Asterias rubens* ($10^{\circ} \rightarrow 15^{\circ}\text{C}$)

a) Größenmaße der Versuchstiere

Datum	Versuch Nr.	Geschlecht	Lebendgewicht in g	Radius in cm	Gonadengewicht in g
8.10.56	1	weiblich	13,0	4,2	0,05
8.10.56	2	männlich	16,9	4,7	0,10
20.10.56	3	männlich	11,0	4,0	0,09
20.10.56	4	weiblich	12,1	4,0	0,04
30.10.56	5	männlich	35,1	6,2	0,30
30.10.56	6	männlich	12,1	4,3	0,25

b) Sauerstoffverbrauch

Nr.	t $^{\circ}\text{C}$	Anpassungszeit in Tagen	Sauerstoffverbrauch ccm/h u. 100 g Lg	%	Q ₁₀
1	10	8	7,60	100	
	15	3 Std.	6,67	88	
2	10	8	2,72	100	5,0
	15	3 Std.	6,06	223	
3	10	8	5,20	100	3,2
	15	3 Std.	9,31	179	
4	10	8	4,62	100	
	15	3 Std.	4,24	92	
5	10	8	1,94	100	1,8
	15	3 Std.	2,59	134	
6	10	8	6,09	100	1,2
	15	3 Std.	6,72	110	
Mittelwerte:		bei 10°C	4,69	100	2,4
		bei 15°C	5,93	138	

Tabelle 5

Der Einfluß der Temperatur auf den Sauerstoffverbrauch
von *Asterias rubens* ($5^{\circ} \rightarrow 15^{\circ}\text{C}$)

a) Größenmaße der Versuchstiere

Datum	Versuch Nr.	Geschlecht	Lebend- gewicht in g	Radius in cm	Gonaden- gewicht in g
28.6.67	1	männlich	10,7	3,4	0,38
28.6.56	2	männlich	35,8	6,3	0,20
2.7.56	3	weiblich	9,6	3,7	0,06
2.7.56	4	weiblich	14,2	5,3	0,02
30.8.56	5	weiblich	10,8	3,9	0,04
30.8.56	6	weiblich	7,2	3,5	0,02

Tabelle 5

b) Sauerstoffverbrauch

Nr.	t °C	Anpassungs- zeit in Tagen	Sauerstoffverbrauch		Q ₁₀
			ccm/h u. 100 g Lg	%	
1	5	8	2,19	100	2,6
	15	3 Std.	6,18	344	
	15	8	5,67	282	
2	5	8	1,31	100	2,8
	15	3 Std.	3,83	292	
	15	8	3,66	279	
3	5	8	1,60	100	3,4
	15	3 Std.	5,60	350	
	15	8	5,51	344	
4	5	8	1,29	100	2,2
	15	3 Std.	2,85	221	
	15	8	2,88	223	
5	5	8	2,44	100	2,6
	5	9	2,44	100	
	15	3 Std.	6,66	273	
	15	1	6,33	259	
	15	2	6,31	258	
	15	3	6,31	258	
	15	10	6,31	258	
6	5	8	2,95	100	2,7
	5	9	3,03		
	15	3 Std.	7,97	267	
	15	1	7,68	257	
	15	2	7,69	257	
	15	3	7,97	267	
	15	10	8,01	268	
Mittelwerte:		bei 5°C	1,97	100	2,7
		bei 15°C	5,34	272	

verändert erhalten. Hieraus geht übrigens auch hervor, daß sich eine Temperaturerhöhung auf den Stoffwechsel innerhalb eines Tages vollständig auswirkt.

Ergänzend wurden 4 Seesterne, die an 5°C lange angepaßt waren, nacheinander bei 5°, 10° und 15°C untersucht (siehe Tabelle 6), d.h., zunächst wurden sie mehrere Stunden bei 5° untersucht, dann in Wasser von 10°C überführt, und nach dreistündiger Anpassung wurde wieder gemessen. Anschließend blieben die Seesterne bis zum nächsten Tag bei dieser Temperatur (10°C). Am darauffolgenden Tag wurde nach dreistündiger Anpassung an 15° noch einmal die Atmungsintensität bestimmt. Aus der Berechnung der respiratorischen Quotienten geht hervor, daß diese im Durchschnitt im Bereich $5^{\circ} - 10^{\circ} = 2,6$ und im anschließenden Bereich $10^{\circ} - 15^{\circ} = 1,7$ betrugen. Interessant ist, daß das Stoffwechsellniveau dieser Wintertiere (im Mittel 1,92 ccm O₂/l u. 100 g Lg) in Meerwasser von 5°C deutlich niedriger war als das von Sommertieren (im Mittel 2,19 ccm O₂/l u. 100 g Lg, vergleiche die Tabellen 6 und 3), die nur einige Tage an die gleiche Temperatur (5°C) angepaßt waren. Hieraus geht hervor, daß bei langsamer Anpassung an niedrige Wassertemperaturen, wie sie im Winter in freier Natur erfolgt, der Stoffwechsel doch stärker als bei kurzfristigen Temperaturherabsetzungen gedrosselt wird.

Tabelle 6

Der Einfluß der Temperatur auf den Sauerstoffverbrauch von *Asterias rubens* ($5^{\circ} \rightarrow 10^{\circ} \rightarrow 15^{\circ}\text{C}$)

a) Größenmaße der Versuchstiere

Datum	Versuch Nr.	Geechlecht	Lebend- gewicht in g	Radius in cm	Gonaden- gewicht in g
2.2.57	1	weiblich	26,0	4,4	4,4
2.2.57	2	männlich	31,4	4,2	4,3
8.2.57	3	männlich	12,7	3,9	1,8
8.2.57	4	weiblich	18,2	4,3	3,5

b) Sauerstoffverbrauch

Nr.	t °C	Anpassungs- zeit in Tagen	Sauerstoffverbrauch		Q ₁₀
			ccm/h u. 100 g Lg	%	
1	5	8	1,65	100	
	10	3 Std.	2,84	172	3,0
	15	3 Std.	5,61	340	2,0
2	5	8	1,83	100	
	10	3 Std.	2,71	148	2,2
	15	3 Std.	3,88	212	1,4
3	5	8	2,01	100	
	10	3 Std.	3,38	168	2,9
	15	3 Std.	5,66	282	1,7
4	5	8	2,19	100	
	10	3 Std.	3,36	154	2,4
	15	3 Std.	5,46	249	1,6
Mittelwerte:		bei 5°C	1,92	100	
		bei 10°C	3,07	161	2,6
		bei 15°C	5,15	271	1,7

2. Sauerstoffspannung

a) Überhöhte Sauerstoffspannung

Es wurden zwei Untersuchungsreihen mit je zwei Tieren bei 10°C über drei Tage durchgeführt. Am ersten Tag wurde die Atmung der Versuchstiere in Meerwasser von 15 ‰ Salzgehalt und rund 7 ccm O₂/l drei Stunden lang gemessen. Da die Atmung, von geringen Schwankungen abgesehen, konstant war, wurden die Versuche sofort mit sauerstoffangereichertem Wasser weitergeführt. Dazu wurde in einer zweiten Vorratsflasche Meerwasser 20 Minuten mit reinem Sauerstoff durchströmt, bis der Sauerstoffgehalt rund 28 ccm/l betrug. Dann wurden die Vorratsflaschen ausgetauscht, sämtliche Hähne 20 Minuten voll geöffnet, so daß auf diese Weise ein schneller Austausch des Mediums im Tierbehälter gewährleistet war. Im Anschluß daran wurde die Durchströmungsgeschwindigkeit wieder auf 10 ccm/Minute gedrosselt. Fünfzehn Minuten später begannen die Messungen in dem Wasser von überhöhter Sauerstoffspannung und wurden alle 30 Minuten über einen Zeitraum von sechs Stunden wiederholt. Danach blieben die Tiere über Nacht in Meerwasser des gleichen hohen Sauerstoffgehaltes. Am zweiten und dritten Tag wurde dann ebenso die Atmung der Versuchstiere bei überhöhter Sauerstoffspannung untersucht.

Folgende Reaktionen der Seesterne wurden nach ihrer Überführung in das sauerstoffreiche Wasser beobachtet: die vorher feste Konsistenz ließ sofort nach. Die ausgestreckten Arme wurden angezogen und verdickten sich beträchtlich.

Auch die normalerweise ausgestreckten Füßchen zogen sich zurück; selbst die Suchbewegungen der Terminalfühler hörten auf. Die Tiere blieben an der gleichen Stelle sitzen, an der sie vom sauerstoffangereicherten Wasser überrascht worden waren.

Nach Beendigung der Atmungsmessungen wurden die Latenz- und Umkehrzeiten der Seesterne bestimmt. Da sich diese Zeiten in den von KOWALSKI (1955) gefundenen Grenzen halten, kann die Möglichkeit einer Schädigung der Versuchstiere ausgeschlossen werden. Bemerkenswert ist, daß die Tiere nach dem dreitägigen Aufenthalt im Meerwasser mit überhöhter Sauerstoffspannung wesentlich fester, d.h. stärker kontrahiert waren, als dies vorher der Fall war. Sie ließen sich auch nur schwer von der Gefäßwand ablösen. Man könnte dieses Verhalten als eine Abwehrreaktion gegen das Überangebot an Sauerstoff betrachten.

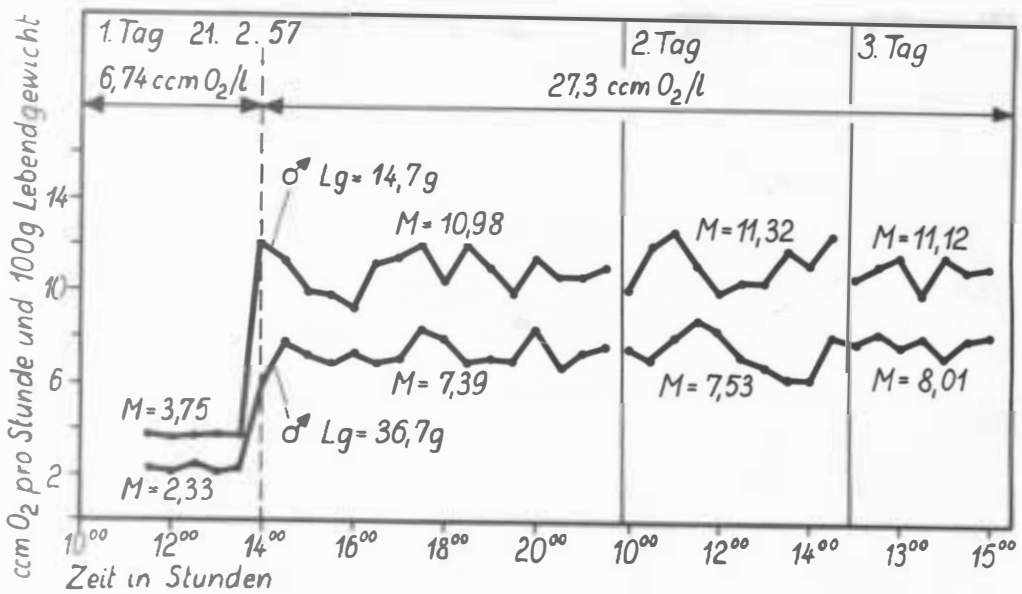
Die Ergebnisse von zwei Versuchen sind in der Abbildung graphisch dargestellt.

Aus ihr geht hervor, daß der Sauerstoffverbrauch bei überhöhter Sauerstoffspannung des Mediums die drei- bis vierfache Höhe hat. Im einzelnen schwankt die Atmung stärker als in normalem Meerwasser, hat aber auch am dritten Tag noch die gleiche Höhe wie etwa vier Stunden nach der Überführung.

b) Herabgesetzte Sauerstoffspannung

Außerdem wurden parallele Versuche mit Meerwasser von herabgesetztem Sauerstoffgehalt durchgeführt. Hierzu wurden

Abbildung 4



Der Einfluß langfristig stark überhöhter Sauerstoffspannung auf die Stoffwechselintensität von *Asterias rubens*

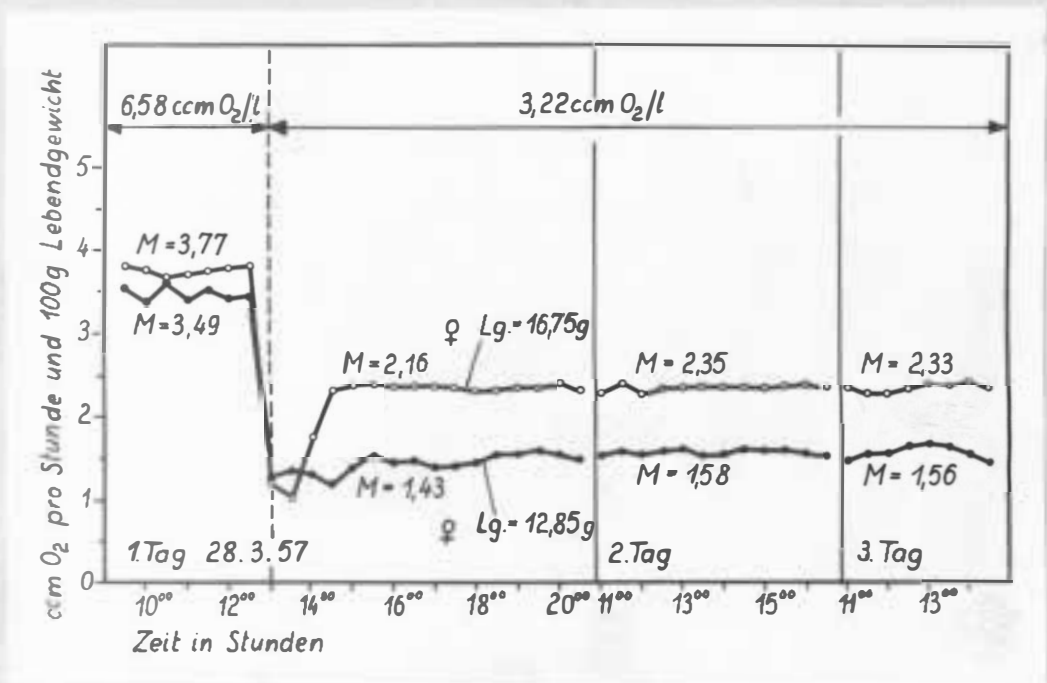
4 Teile normales und 6 Teile 30 Minuten mit Stickstoff durchlüftetes Meerwasser von 15 ‰ Salzgehalt unter Paraffinabschluß durchmischt. Auf diese Weise wurde erreicht, daß der Sauerstoffgehalt auf rund $3,2 \text{ ccm O}_2/\text{l}$, also etwa auf die Hälfte, herabgesetzt wurde. Die Tiere befanden sich bei diesen Versuchen auch nachts in strömendem Wasser von dem gleichen niedrigen Sauerstoffgehalt.

Es wurden zwei Untersuchungen mit je zwei Tieren über drei Tage bei 10°C durchgeführt. Auch in diesem Falle wurde die Atmung der Seesterne zunächst in Meerwasser von normalem Sauerstoffgehalt gemessen. Nach Überführung in das sauerstoffarme Medium zeigten dann die Versuchstiere folgende Reaktionen: die Füßchen streckten sich lang aus, und auch die Arme wurden lang und schlank. Füßchen und Terminalfühler gerieten in dauernde Bewegung.

Die Ergebnisse von zwei Meßreihen sind in der Abbildung graphisch dargestellt.

Sofort nach der Überführung der Seesterne in das Meerwasser von herabgesetzter Sauerstoffspannung sank die Atmung auf $1/2$ bis $1/3$ des Ausgangswertes. Aber schon nach ein bis zwei Stunden war bei allen vier Seesternen ein relativer Wiederanstieg der Atmungsintensität zu beobachten. Danach blieb die Atmung drei Tage lang, von geringen Schwankungen abgesehen, fast konstant weit unterhalb des Ausgangswertes. Bei Versuchsende hatten alle Tiere eine weichere Konsistenz. Dann wurden sie zwei Tage in Wasser mit normaler Sauerstoffspannung gehalten und darauf die Latenz- und Umkehrzeiten be-

Abbildung 5



Der Einfluß langfristig herabgesetzter Sauerstoffspannung auf die Stoffwechselintensität von *Asterias rubens*

stimmt. Sie verhielten sich in normalen Grenzen, so daß eine Schädigung durch den langen Aufenthalt in Meerwasser von halbem Sauerstoffdruck nicht angenommen werden kann.

Aus dem Verlauf der Atmungskurven (siehe Abbildung 5) läßt sich wohl schließen, daß *Asterias rubens* bei herabgesetztem Sauerstoffangebot die anfänglich ebenfalls herabgesetzte Atmungsintensität in gewissem Maße durch aktive Oberflächenvergrößerung der als Respirationsorgane funktionierenden Füßchen ausgleichen kann, ohne jedoch hierdurch von der äußeren Sauerstoffspannung ganz unabhängig zu werden.

3. Salzgehalt

Echinodermen haben keine osmoregulatorischen Fähigkeiten. Nach SCHLIEPER (1928, 1929, 1931, 1932) zeigt die Coelomflüssigkeit von *Asterias rubens* die gleiche osmotische Konzentration wie das Außenmedium. Bringt man einen Ostsee-Seestern aus Brackwasser von 15 ‰ Salzgehalt in Nordseewasser von 30 bis 35 ‰ Salzgehalt, so verliert er so lange osmotisch Wasser, bis die Salzkonzentration der Körpersäfte der des Außenmediums angeglichen ist. Dabei tritt ein Gewichtsverlust durch die osmotische Wasserabgabe ein. Im umgekehrten Fall nimmt ein Nordsee-Seestern in Ostseewasser (15 ‰ S) so lange osmotisch Wasser auf, bis wieder die Konzentrationen des Außenmediums und der Coelomflüssigkeit übereinstimmen.

SCHLIEPER (1929), MEYER (1935) sowie BOCK und SCHLIEPER (1953) untersuchten die Atmung von Seesternen in Brack- und

Meerwasser. Aus ihren Beobachtungen geht hervor, daß die Atemintensität mit fallendem Salzgehalt des Außenmediums abnimmt. Umgekehrt steigt die Atemintensität bis zu einem Salzgehalt des Mediums von etwa 25 ‰ S.

Auf Grund dieser früheren Befunde erübrigte es sich, eigene Untersuchungen über die Atmungsintensität von *Asterias rubens* in verschiedenen Salzkonzentrationen vorzunehmen. Meine Versuche wurden daher ausschließlich mit Seesternen in Ostseewasser bei konstant 15 ‰ S (= Jahresmittel der Kieler Förde) durchgeführt.



IV. Die Abhängigkeit der Stoffwechselintensität von =====

"inneren" Faktoren

=====

1. Ernährungszustand

Die Seesterne sind carnivor. Sie ernähren sich hauptsächlich von feststehenden oder langsamen Mollusken, Crustaceen und Würmern, die sie am Meeresboden in ausreichendem Maße vorfinden. Alle Versuchstiere befanden sich zur Zeit des Fanges in einem guten Ernährungszustand. Wie bereits oben erwähnt, wurden sie im Institut nicht gefüttert. Dabei stellte sich sehr bald heraus, daß *Asterias* imstande ist, lange Zeit zu hungern, ohne dadurch sichtbar geschädigt zu werden (bei 5°C fast zehn Monate). Gefangene Tiere verweigerten zunächst überhaupt jede Nahrungsaufnahme. Versuchsweise erhielten einige Seesterne in einem besonderen Aquarium sowohl intakte als auch geöffnete Miesmuscheln. Auch sie fraßen erst nach drei bis vier Wochen. Jedoch wurde häufig beobachtet, daß geschwächte oder tote Seesterne "im Sinne einer eigenen Gesundheitspolizei" von ihren Artgenossen gefressen wurden (ECHELBAUM 1909).

Im folgenden soll nun untersucht werden, welchen Einfluß ein längerer Nahrungsentzug auf den Ruheumsatz (Sauerstoffverbrauch) der Seesterne hat.

Ich ließ zwei Seesterne, ein Männchen (Lebendgewicht = 14,5 g) und ein Weibchen (Lebendgewicht = 22,0 g) in Brackwasser von 15 ‰ S bei 15°C 156 Tage hungern.

Am ersten und zweiten Versuchstag wurde zunächst der

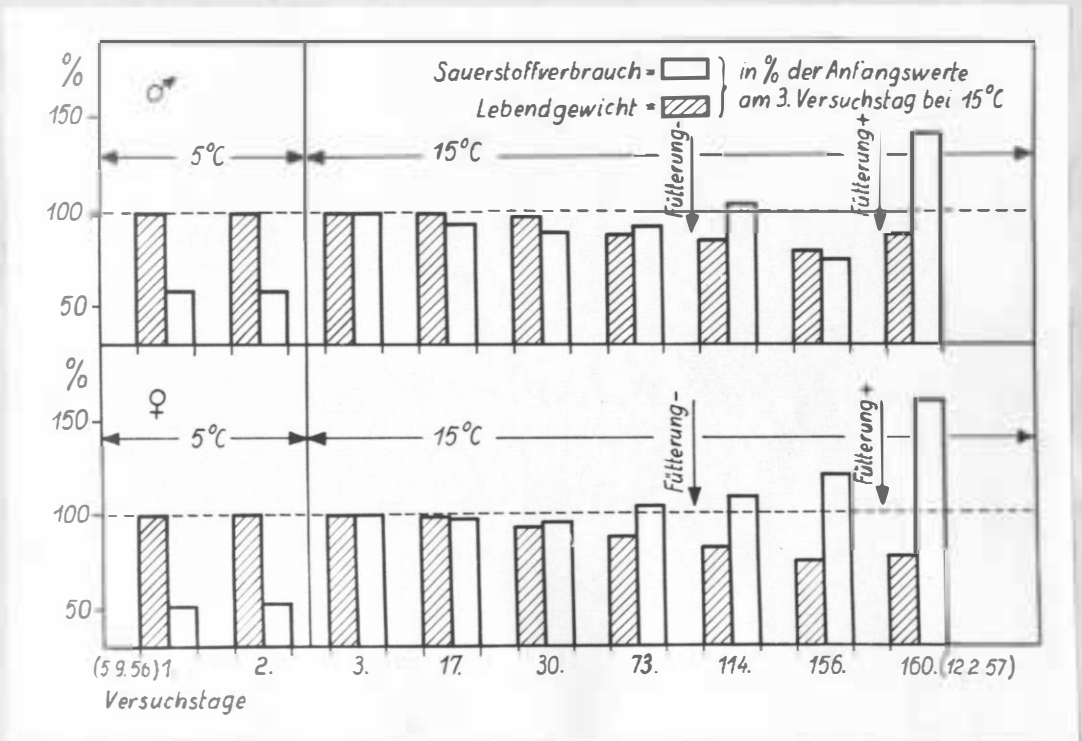
Sauerstoffverbrauch beider Tiere bei 5°C gemessen. Dann wurde die Messung am dritten Tag bei 15°C wiederholt. Die Tiere reagierten also normal und waren ungeschädigt; sie verblieben nunmehr in 15°C. Sämtliche folgenden Messungen wurden auch bei 15°C durchgeführt (vergleiche auch Abbildung 6).

Die Bestimmungen am 17. und 30. Versuchstag ergaben nur bei Tier Nr.1 (Männchen) einen leichten Abfall des Sauerstoffverbrauches. Auch am 73. Versuchstag war der Grundumsatz kaum verändert.

Am 112. Versuchstag gab ich in die beiden Aquarien, in denen die Seesterne einzeln gehalten wurden, je eine geöffnete Miesmuschel. Eine Nahrungsaufnahme erfolgte jedoch nicht, wenn auch beide Seesterne langsam von der Glaswand des Aquariums, an welcher sie angeheftet saßen, herunterkrochen und sich etwas in Richtung der geöffneten Miesmuschel bewegten. Ich überführte dann die Seesterne in die Atmungsapparatur und bestimmte den Sauerstoffverbrauch wie üblich nach dreistündiger Anpassung im strömenden Brackwasser fünfmal in Intervallen von je 30 Minuten. Die Atmung war jetzt nicht mehr so konstant wie früher. Sie schwankte besonders bei Tier Nr.2 (Weibchen) stärker und war gegen Ende des Versuches deutlich erhöht. Es liegt nahe, dies als eine Reaktion auf den Fütterungsversuch vor der Atmungsmessung aufzufassen. Vielleicht war die Aktivität der Hungertiere als Reaktion auf die von den aufgeschnittenen Miesmuscheln herührenden chemischen Stoffe etwas erhöht.

Eine Wiederholung der Atmungsmessung am 156. Hungertag

Abbildung 6



Lebendgewicht und Sauerstoffverbrauch von Seesternen während einer 160 Tage dauernden Hungerzeit in % der Anfangswerte am 3. Versuchstag bei 15°C

ergab unterschiedliche Werte. Das männliche Tier, das bis zu diesem Tag insgesamt um 22 % an Gewicht abgenommen hatte, zeigte einen zwar etwas schwankenden, aber deutlich reduzierten Sauerstoffverbrauch. Das weibliche Tier, das noch etwas stärker an Gewicht verloren hatte (25 %), hatte dagegen ähnlich wie am 112. Hungertag einen noch deutlich erhöhten Sauerstoffverbrauch.

Am 160. Versuchstag erhielten dann beide Seesterne wiederum geöffnete Miesmuscheln, die sie diesmal auch bereitwillig annahmen. Der nach der erfolgten Nahrungsaufnahme gemessene Sauerstoffverbrauch war dann bei beiden Tieren beträchtlich erhöht. Eine im Anschluß an die letzte Atmungs-messung vorgenommene Kontrolle der Umkehrreaktion ergab relativ normale Werte, die etwa innerhalb der von KOWALSKI (1955) für Ostsee-Seesterne bei 15°C gefundenen Größenordnung lagen.

Latenzzeiten		Umkehrzeiten			
Männchen	Weibchen	Männchen		Weibchen	
50 ^s	50 ^s	5 ^m	3 ^s	7 ^m	4 ^s
30 ^s	56 ^s	17 ^m	49 ^s	1 ^m	52 ^s
32 ^s	63 ^s	1 ^m	42 ^s	2 ^m	25 ^s

Die Versuchstiere waren also trotz der langen Hungerzeit und der damit verbundenen Gewichtsabnahme ungeschädigt. Hierfür spricht auch, daß der Wassergehalt sich in normalen Grenzen hielt; er betrug beim Männchen 83 % und beim Weibchen 85 %.

Die Untersuchung der Gonaden ergab, daß beide Tiere, wohl infolge der hohen Versuchstemperatur, für die Jahres-

zeit weit entwickelte Gonaden hatten. Hierbei hatte allerdings die Gonade des Männchens eine verringerte Konsistenz. Sie zerbröckelte bei der Präparation, was vielleicht doch für eine gewisse Schädigung infolge der langen Hungerzeit bei diesem Exemplar spricht. Die Eier (Oogonien) hatten einen Durchmesser von $180\ \mu$, also den Durchmesser von reifen Seesterneiern.

Ich möchte aus den mitgeteilten Beobachtungen schließen, daß sich der Ruheumsatz der untersuchten Seesterne jedenfalls während einer siebenzigtägigen Hungerperiode bei 15°C trotz einer gleichzeitigen Abnahme des Lebendgewichtes um 11 % bzw. 12 % (am 73. Versuchstag) nicht wesentlich geändert hat (vergleiche Abbildung 6). Hierfür sprechen auch die auf 100 g Lebendgewicht umgerechneten Atmungswerte, welche besonders bei Tier Nr.2 (Weibchen) vom 3. bis zum 73. Tag relativ gut übereinstimmen. Die in der anschließenden restlichen Versuchsperiode erfolgten Schwankungen des Umsatzes hingen wohl, zumindest zum Teil, mit dem angebotenen bzw. verabreichten Futter zusammen, dürfen also nicht als reine Ruhe- und Hungerwerte betrachtet werden. Einwandfrei war der Ruheumsatz nach der Nahrungsaufnahme am 160. Versuchstag erheblich erhöht.

2. Tagesrhythmus

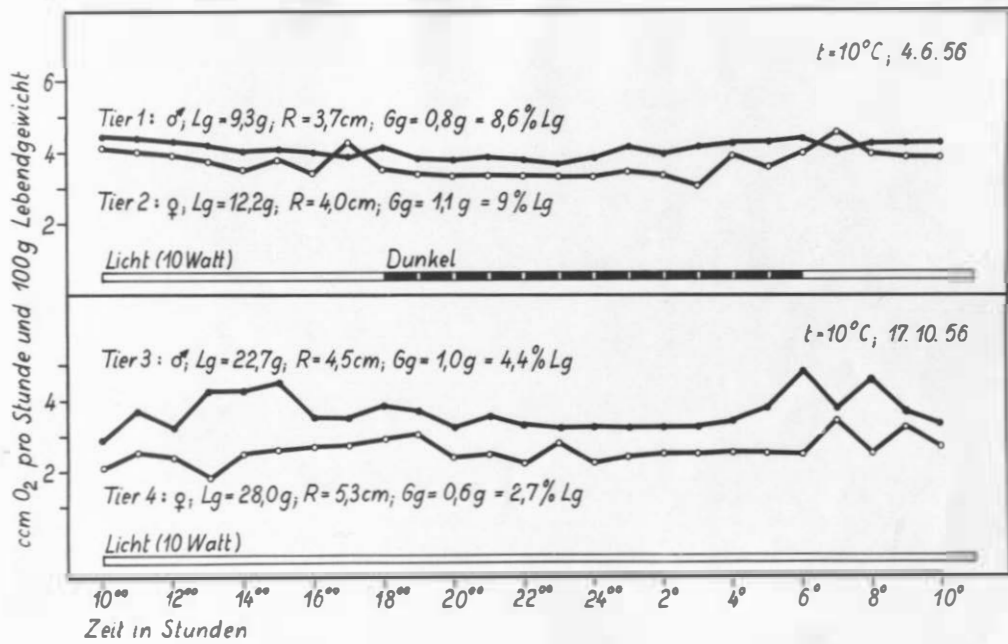
Da in der Literatur meines Wissens keine Angaben über das Vorhandensein oder Nichtvorhandensein eines Tag-Nacht-Rhythmus in bezug auf den Sauerstoffverbrauch bei Seester-

nen vorliegen, wurde die Atmung von vier Tieren in zwei Versuchsreihen über 25 Stunden fortlaufend in einstündigen Intervallen gemessen. Diese Versuche erschienen auch deshalb notwendig, weil ein positives Ergebnis bei allen anderen Stoffwechselversuchen zu berücksichtigen gewesen wäre.

Die Versuche wurden bei konstanter Temperatur (10°C), konstantem Salzgehalt (15 ‰) und konstantem Sauerstoffgehalt (6,65 ccm $\text{O}_2/1$) durchgeführt. Bei der ersten Versuchsreihe vom 4.6.1956 wurden zwei Tiere (ein Männchen und ein Weibchen) mit fast reifen Gonaden untersucht. Tagsüber brannte in der betreffenden fensterlosen Kammer eine 10-Watt-Lampe von 8 bis 18 Uhr, um so den natürlichen Tag-Nacht-Wechsel der Lichtverhältnisse in freier Natur zu ersetzen. Bei der zweiten Versuchsreihe vom 18.10.1956 wurden wieder ein Männchen und ein Weibchen untersucht, diesmal aber Exemplare mit vollständig abgelaichten Gonaden, und unter Dauerbelichtung (10-Watt-Lampe).

Die Ergebnisse beider Versuchsreihen sind in der Abbildung 7 graphisch dargestellt. Aus diesen Kurven geht hervor, daß der Sauerstoffverbrauch nachts in der Zeit von 20 bis 4 Uhr fast konstant ist. Während dieser Zeit verharrten alle Tiere bewegungslos und festgeheftet an der Gefäßwand. Während der übrigen Zeit, am Tage, bewegten sich alle Tiere mehr oder minder stark, und der Atmungsverlauf zeigt dementsprechend größere Schwankungen. Diese Schwankungen können aber als unregelmäßige Abweichungen von einer Geraden aufgefaßt werden, so daß ich das Nichtbestehen eines Tag-

Abbildung 7



Der Tag-Nacht-Rhythmus von Seesternen während
einer 25stündigen Versuchszeit

Nacht-Rhythmus im Sauerstoffverbrauch von *Asterias* annehmen möchte.

Die vorstehenden Betrachtungen stimmen übrigens mit ähnlichen Befunden von ZEUTHEN (1949) überein, der den Sauerstoffverbrauch von *Asterias* larven vier Stunden lang (von 17 bis 21 Uhr) untersuchte und ebenfalls konstante Werte erhielt.

3. Gonadenentwicklung (Jahresrhythmus)

Im folgenden soll nun der Einfluß des jährlichen Entwicklungszyklus der Gonaden auf den Stoffwechsel (Ruhumsatz) von *Asterias* analysiert werden. Zu diesem Zweck wurde im Verlaufe einer 13 Monate dauernden Versuchsreihe (vom 1. Mai 1956 bis zum 31. Mai 1957) der Sauerstoffverbrauch von hunderten von Seesternen unter konstanten Bedingungen (10°C, 15 ‰ S, normaler Sauerstoffgehalt von 6,8 ccm O₂/l im Mittel) untersucht. In jedem Monat wurde der Sauerstoffverbrauch von 16 bis 20 frisch gefangenen Seesternen verschiedener Größe und einzeln nach mehrtägiger Anpassung an die Versuchsbedingungen in der üblichen Weise im strömenden Meerwasser drei bis vier Stunden lang in halbstündigen Intervallen gemessen. Nach jeder Meßreihe wurde das Versuchstier entsprechend dem in Kapitel II angegebenen Vorgehen präpariert und die Größe der Gonaden etc. festgestellt.

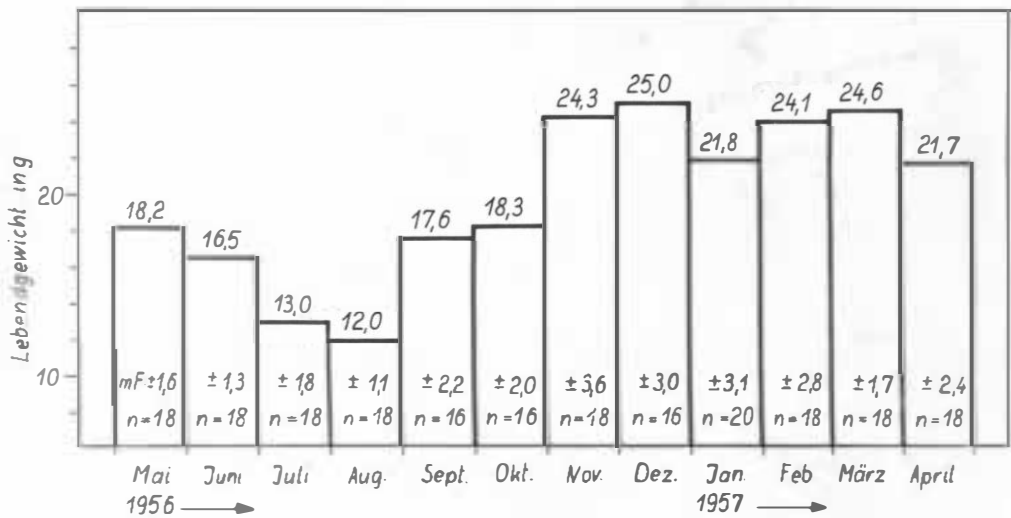
Der gefundene Sauerstoffverbrauch wurde jeweils auf die Gewichtseinheit (100 g Lebendgewicht) umgerechnet. Gleichzeitig wurde das jeweilige Gonadengewicht in ‰ des

Lebendgewichtes berechnet. Dies war notwendig, da es nicht möglich war, in jedem Monat gleich große Seesterne zu beschaffen. Die niedrigsten mittleren Lebendgewichte hatten die im Juli und August 1956 untersuchten Exemplare, während die schwersten Exemplare im November und Dezember 1956 gefangen wurden (siehe Abbildung 8).

Das Maximum der Gonadenentwicklung wurde übereinstimmend bei männlichen und weiblichen Tieren im Jahre 1957 im März beobachtet. Im Jahre 1956 war anscheinend die Gonadenentwicklung durch die niedrige Wassertemperatur (sehr kalter Winter) verzögert. Die Gonaden blieben kleiner und erreichten ihre maximale Entwicklung erst im Monat Juni. Auch das Laichen beginnt nicht in jedem Jahr im gleichen Monat, da für seine Auslösung wohl die Wassertemperatur von ausschlaggebender Bedeutung ist (vergleiche die Angaben über die mittleren Wassertemperaturen vom Fangort der Seesterne während der betreffenden Monate in Abbildung 18). Die geringste Gonadenentwicklung wurde bei den im Monat September 1956 vollständig abgelaichten Individuen beobachtet (vergleiche Abbildung 9).

Betrachtet man die in Abbildung 10 wiedergegebene Kurve des individuellen Sauerstoffverbrauches der untersuchten Seesterne während der Versuchszeit, so fällt ohne weiteres eine gewisse Ähnlichkeit mit der Kurve des Lebendgewichtes der untersuchten Seesterne im gleichen Zeitraum auf. Diese Ähnlichkeit beider Kurven spricht natürlich dafür, daß eine direkte Beziehung des Ruheumsatzes zum Lebendgewicht besteht

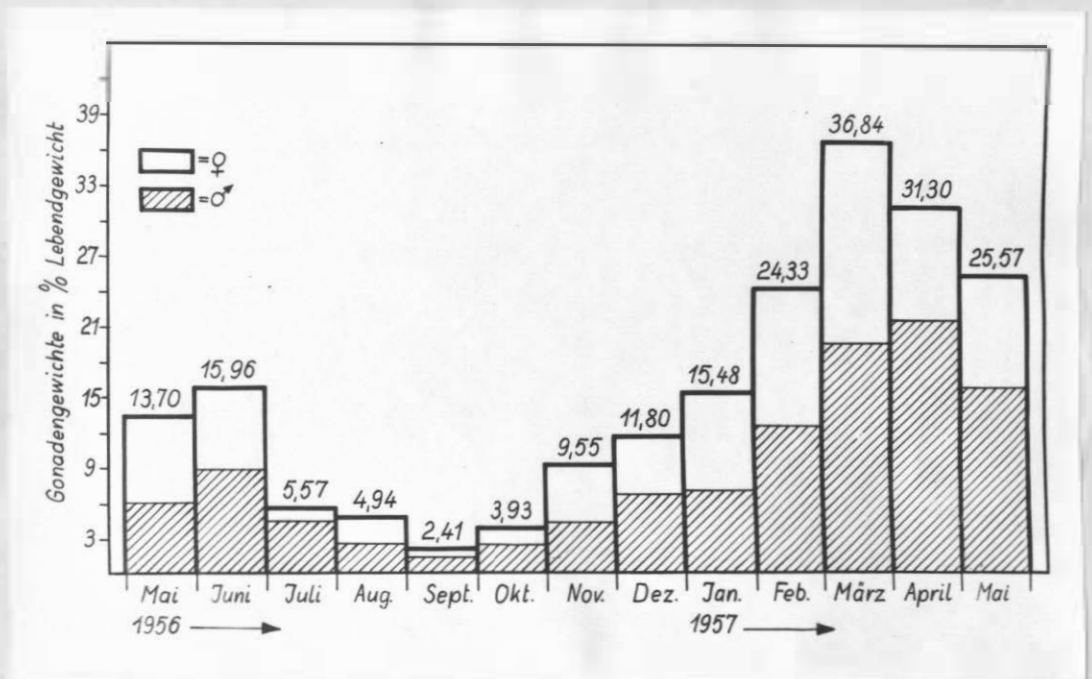
Abbildung 8



Mittlere monatliche Lebendgewichte im Verlaufe einer 13monatigen Beobachtung

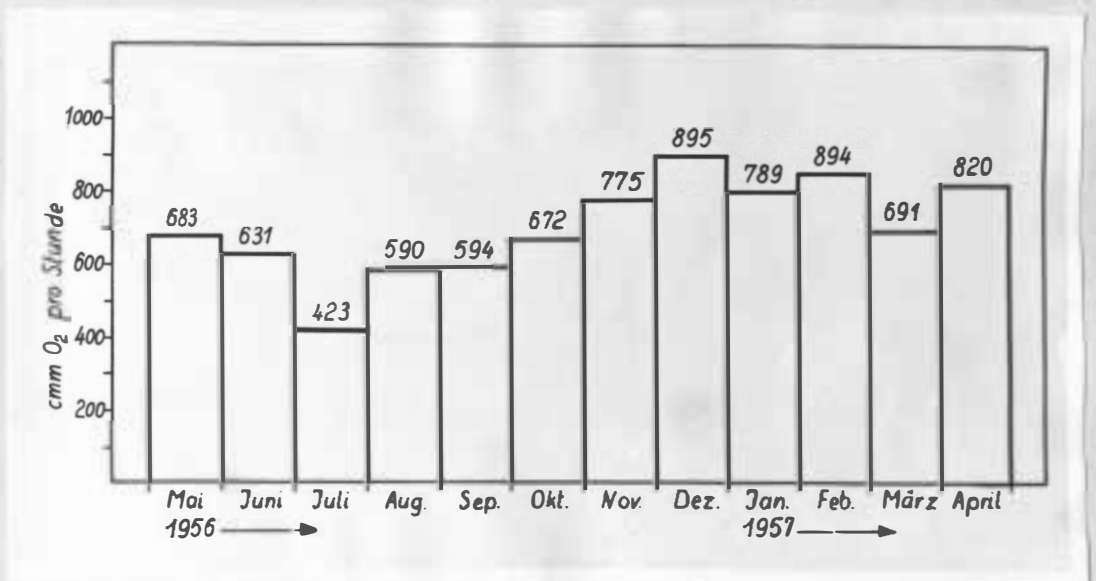
mF = mittlerer Fehler, n = Anzahl der untersuchten Individuen

Abbildung 9



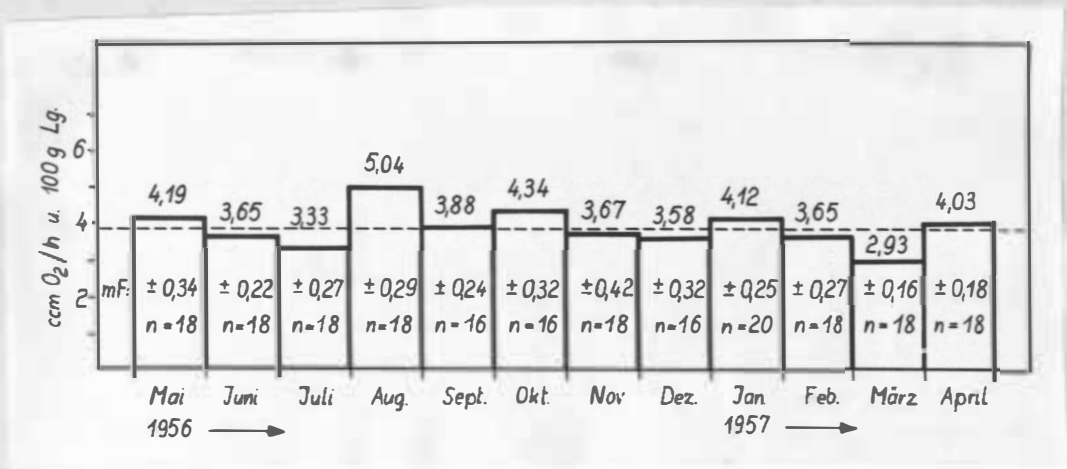
Mittlere monatliche Gonadengewichte in % des Lebendgewichtes im Verlaufe einer 13monatigen Versuchszeit. Anteil der männlichen Tiere schraffiert.

Abbildung 10



Der individuelle Sauerstoffverbrauch der untersuchten Seesterne bei 10°C in monatlichen Mittelwerten während eines Jahres

Abbildung 11



Der mittlere monatliche Sauerstoffverbrauch der untersuchten Seesterne bei 10°C pro 100 g Lebendgewicht während eines Jahres

mF = mittlerer Fehler, n = Anzahl der untersuchten Individuen

Rechnet man den monatlichen Sauerstoffverbrauch auf das gleiche Lebendgewicht (100 g), um, so erscheint die Jahreskurve (vergleiche Abbildung 11) wesentlich ausgeglichener. Einzelne Schwankungen sind sicher mehr oder weniger zufällig, andere, wie ein gewisses Maximum im August 1956 und ein Minimum im März 1957, bedürfen vielleicht einer näheren Analyse. Das Maximum im August fällt in den gleichen Monat, in dem das Lebendgewicht der untersuchten Exemplare am niedrigsten war (12 g Lebendgewicht im Mittel). Da in diesem Monat auch der Laichvorgang im wesentlichen beendet war, könnte man vielleicht annehmen, daß beide Faktoren, die Kleinheit der Versuchstiere und die zu dieser Zeit sicher einsetzende Resorption der restlichen Gonadenteile, mit dazu beigetragen haben, eine relative Steigerung des Ruheumsatzes zu bewirken.

Das Minimum des monatlichen Sauerstoffverbrauches im März 1957 stimmt überein mit dem Maximum der Gonadenentwicklung vor Beginn des Ablaichens. Die Seesterne sind zu diesem Zeitpunkt mit ihren gefüllten Gonaden dem Augenschein nach verhältnismäßig träge, wenn ich auch im einzelnen hierfür keine Zahlenangaben über die Fortbewegungsgeschwindigkeit machen kann. Nach einer mündlichen Mitteilung von Herrn Professor G. THORSON (Kopenhagen) sollen Seesterne vor dem Laichen eine relativ inaktive Periode durchmachen, während der sie auch keine Nahrung aufnehmen. Vielleicht hängt der relativ niedrige Sauerstoffverbrauch der Tiere während dieser Entwicklungsperiode der Gonaden mit diesem Verhalten (Aktivitätsminimum) zusammen.

Im übrigen möchte ich doch annehmen, daß die verhältnismäßig ausgeglichene Jahreskurve des Ruheumsatzes der untersuchten Seesterne dafür spricht, daß *Asterias*, sofern man ihn bei der gleichen mittleren Temperatur untersucht, während des ganzen Jahres unabhängig von der Gonadenentwicklung einen konstanten Ruheumsatz besitzt.

4. Lebendgewicht und Oberfläche

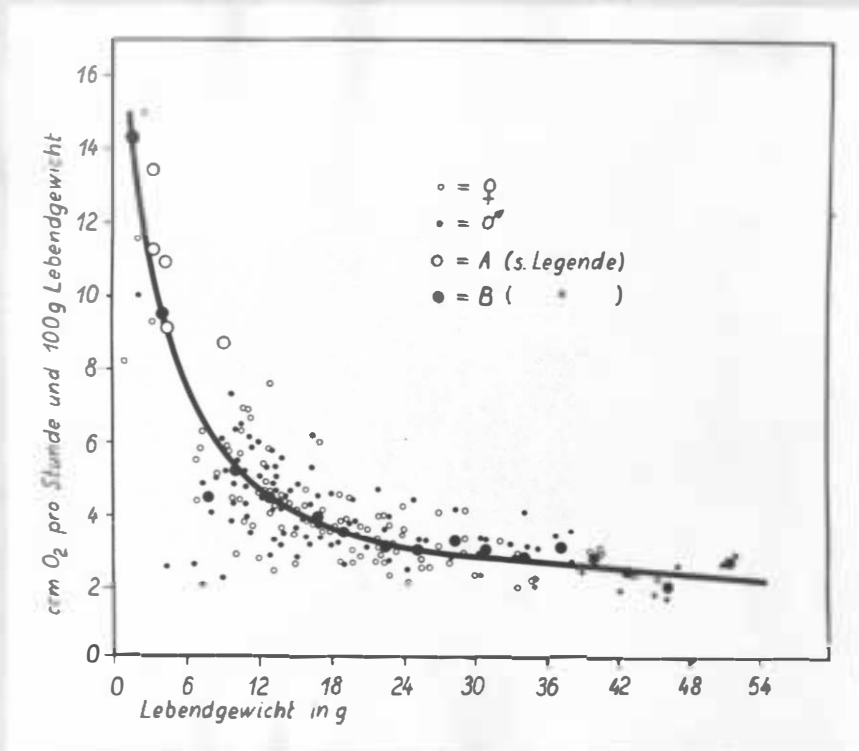
a) Ganze Tiere

Im folgenden soll nun untersucht werden, welche Beziehungen zwischen der Stoffwechselintensität eines Seesternes und seiner Größe bestehen. Als Maß für die Größe kann einerseits das Lebendgewicht und andererseits die besonders vom Radius beeinflusste Oberfläche benutzt werden.

In den vorhergehenden Kapiteln ist der Sauerstoffverbrauch von *Asterias* nur pro Einheit des Lebendgewichtes (100 g) angegeben worden. Es ist eine alte Erfahrung, daß kleinere Tiere eine größere und größere eine geringere Stoffwechselintensität besitzen. Es fragt sich, ob dieses "Gesetz der Stoffwechselreduktion" (G. LEHMANN, 1951) auch für *Asterias rubens* gültig ist. Wir haben also zunächst zu untersuchen, ob eine geradlinige Beziehung zwischen der Stoffwechselintensität (Ruheumsatz) und dem Lebendgewicht bei *Asterias rubens* besteht.

In Abbildung 12 wird der Sauerstoffverbrauch pro Stunde und 100 g Lebendgewicht (Ordinate) in Abhängigkeit vom Lebendgewicht (Abszisse) bei 266 kleinen, mittleren und großen

Abbildung 12



Der Sauerstoffverbrauch von 266 kleinen, mittleren und großen Seesternen pro 100 g Lebendgewicht in Abhängigkeit vom Lebendgewicht

A = Gruppenversuche mit sehr kleinen Seesternen
(pro Versuch wurden bis zu zwölf Tiere verwendet)

B = Mittelwerte aller jeweils um 3 g verschiedenen Gewichtsklassen

Tieren wiedergegeben. Die Kurve zeigt einen starken Anstieg des Sauerstoffverbrauches bei sehr kleinen Tieren; sie wird mit fortschreitender Größe der Tiere immer flacher. Da diese Kurve derartig verläuft, läßt sich nur eine allgemeine Größenabhängigkeit des Sauerstoffverbrauches feststellen. Will man diese genauer analysieren, so braucht man nur die in der Allometrie (= geometrische oder auch doppelt logarithmische Darstellungsweise) gebräuchliche Formel $y = p \cdot x^a$ anzuwenden, d.h. im vorliegenden Falle die Werte für den individuellen Sauerstoffverbrauch der Tiere ($\text{ccm O}_2 = y$) und die Werte für das Lebendgewicht ($\text{g Lg} = W = x$) in ein doppelt logarithmisches Koordinatensystem einzutragen. Dann ist der Steigwinkel $a^*)$ der resultierenden Geraden ein Maß für die Abhängigkeit des individuellen Sauerstoffverbrauches vom Lebendgewicht:

$$\text{O}_2 = p \cdot W^a$$

Der Steigwinkel a ist in diesem Falle positiv. Soll dagegen der gewichtsbezogene Sauerstoffverbrauch ($\text{ccm O}_2/\text{h u. } 100 \text{ g Lg}$) benutzt werden, wie dies im nächsten Kapitel notwendig wird, so dividiert man beide Seiten der Gleichung durch das Gewicht:

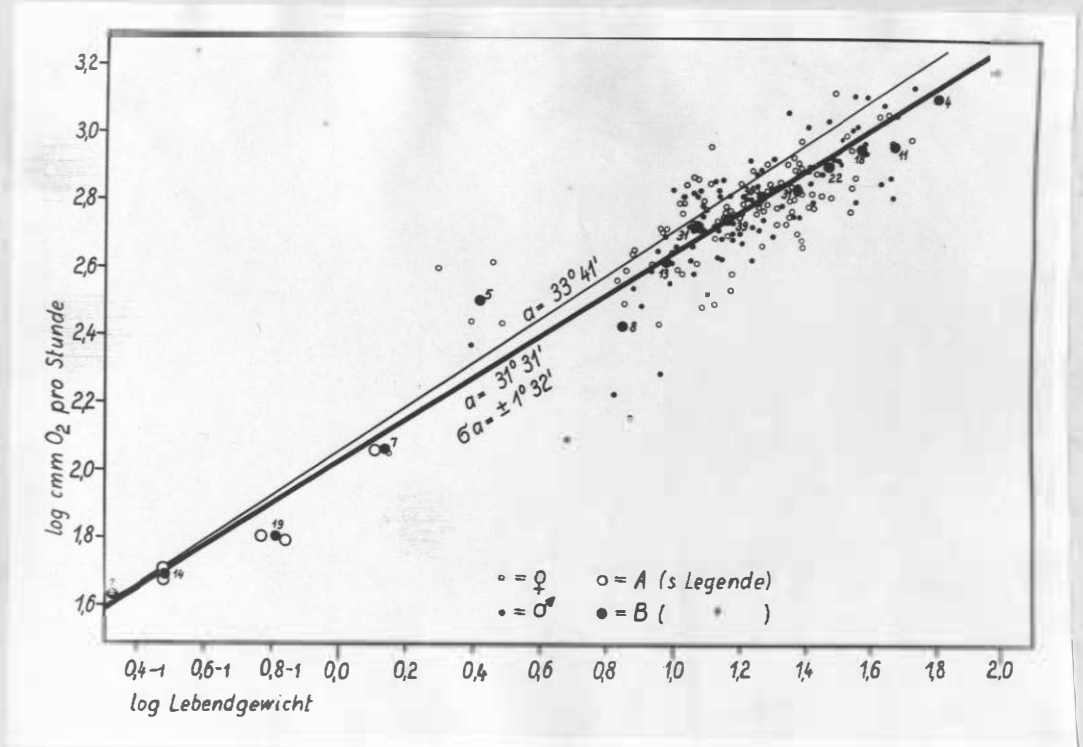
$$\frac{\text{O}_2}{W} = p \cdot W^{a-1}$$

In diesem Falle wird der Steigwinkel a , wenn $\text{tg } a$ kleiner als 1 ist, negativ.

In Abbildung 13 wurde nun der individuelle Sauerstoffverbrauch von 266 Seesternen in Abhängigkeit vom Lebendgewicht in einem solchen doppelt logarithmischen Koordinaten-

*) Der Steigwinkel a wird im folgenden immer als Tangensfunktion ausgedrückt.

Abbildung 13



Doppelt logarithmische Darstellung des individuellen Sauerstoffverbrauches der untersuchten Seesterne in Abhängigkeit vom Lebendgewicht

A = Gruppenversuche mit sehr kleinen Seesternen

(pro Versuch wurden bis zu zwölf Tiere verwendet)

B = geometrische Mittel (= arithmetische Mittel der Logarithmen) verschiedener Gewichtsklassen

Die Zahlen neben den Punkten geben an, aus wieviel Einzelversuchen jeder Mittelwert gebildet wurde

system wiedergegeben. Da die Streuung der einzelnen Meßwerte recht groß ist, wurden in derselben Abbildung die Versuchstiere in Gewichtsgruppen zusammengefaßt. Auf der Abszisse wurden die geometrischen Mittel (= arithmetische Mittel der Logarithmen) der Gruppengewichte, auf der Ordinate die geometrischen Mittel der zugehörigen Sauerstoffwerte aufgetragen. Die Zahlen neben den Kurvanpunkten geben an, aus wieviel Einzelwerten jeder gebildet wurde. Der genaue Wert für den Steigwinkel α wurde nach der Formel von van UVEN (vergleiche A. KITTEL, 1941, S.538) errechnet.

"Zur statistischen Prüfung, ob z.B. der Richtungsfaktor a einer empirisch gewonnenen Ausgleichsgeraden noch in den Fehlerbereich von $\text{tg } \alpha = 1$ oder $\text{tg } 33^{\circ}41'$ fällt, bestimmt man zu a den mittleren Fehler σ_a , und zwar, da für jeden Abszissenwert (Gewicht) meist nur ein Ordinatenwert (O_2) vorliegt, nach der Formel von UVENS:

Sei x die Abszisse, y die Ordinate, so berechnet man aus den empirischen Wertepaaren (x_1, y_1) zunächst

$$\bar{x} = \sum x_1 / n \text{ und } \bar{y} = \sum y_1 / n \quad (3)$$

- worin \sum das Summenzeichen bedeutet -, hierauf für jedes Wertepaar (x_1, y_1) .

$$u_1 = x_1 - \bar{x} \text{ und } v_1 = y_1 - \bar{y} \quad (4)$$

Dann ist der gesuchte Richtungsfaktor

$$a = \sum (u_1 v_1) / \sum (u_1)^2, \quad (5)$$

und der zu a gehörige Fehler σ_a berechnet sich aus

$$\sigma_a^2 = \left[\sum (v_1^2) - \frac{[\sum (u_1 \cdot v_1)]^2}{\sum (u_1^2)} \right] : [(n-2) \sum (u_1^2)] \quad (6)$$

Bei Benutzung des folgenden Schemas wird die Rechnung ziemlich einfach:

x_1	y_1	u_1	v_1	$u_1 v_1$	u_1^2	v_1^2
x_1	y_1	u_1	v_1	$u_1 v_1$	u_1^2	v_1^2
x_2	y_2	u_2	v_2	$u_2 v_2$	u_2^2	v_2^2
.
.
.
x_n	y_n	u_n	v_n	$u_n v_n$	u_n^2	v_n^2
Σ_1	Σ_2			Σ_3	Σ_4	Σ_5

Unter Benutzung der Zahlen Σ_1 bis Σ_5 gehen dann (5) und (6) über in

$$B = \frac{\Sigma_3}{\Sigma_4} \quad (7)$$

$$\sigma_a^2 = \left[\Sigma_5 - \frac{\Sigma_3^2}{\Sigma_4} \right] : [(n-2) \Sigma_4]. \quad (8)$$

Die rechnerische Bestimmung des Richtungsfaktors a hat gegenüber der durch Probieren den Vorteil der Exaktheit, jedoch auch einen Nachteil. Denn ein aberranter Einzelwert wird z.B. bei Zeichnung der Ausgleichsgeraden nach Augenmaß nur mäßig in Betracht gezogen werden, während er rechnerisch sehr stark ins Gewicht fällt und unter Umständen die Lage der Ausgleichsgeraden erheblich verzerren kann."

Nach dieser Methode wurde also der Steigwinkel (Richtungsfaktor) a der Ausgleichsgeraden von Abbildung 13

mit 0,61303 berechnet. Dies entspricht einer Steigung von $31^{\circ}31'$. Der zugehörige Fehler ist dann $\sigma a = \pm 0,02675$ oder $\pm 1^{\circ}32'$. Man könnte nun die Körperoberfläche ($= O$) eines Seesternes durch die Zweidrittelpotenz des Gewichtes (W) ausdrücken:

$$O = p \cdot W^{2/3}$$

In diesem Falle ist der Steigwinkel $a = 2/3 = 33^{\circ}41'$. Dieser Wert fällt noch in den 3 σ -Grenzbereich meines oben angegebenen Wertes, so daß also bei Seesternen wohl auf eine Proportionalität des individuellen Sauerstoffverbrauches zur Körperoberfläche geschlossen werden kann.

In Tabelle 7 wurde nun der Sauerstoffverbrauch von *Asterias rubens* auf verschiedene Bezugsgrößen umgerechnet wiedergegeben. Ausgegangen wurde dabei von den Mittelwerten der jeweils von 3 zu 3 g verschiedenen Größenklassen aller Lebendgewichte. Der individuelle Sauerstoffverbrauch (ccm O_2/h) zeigt dann bei einer Zunahme des Lebendgewichtes von 2,1 auf 51,8 g ($= 1 : 26$) eine Erhöhung von 174 ccm auf 1268 ccm, d.h. auf etwa das Siebenfache. Der gewichtsbezogene Sauerstoffverbrauch (ccm O_2/h u. 100 g Lg) zeigt umgekehrt den höchsten Wert bei den kleinsten Lebendgewichten, sinkt anschließend schnell ab, um bei höheren Lebendgewichten langsamer zu fallen (vergleiche auch Abbildung 12). Außerdem wurde der Sauerstoffverbrauch noch auf die "Oberfläche" (ccm O_2/h u. Lg $^{2/3}$) umgerechnet. Abgesehen von den beiden niedrigsten Gewichtsklassen (2,1 und 4,0 g) schwankt hier der Sauerstoffverbrauch um einen mittleren Wert von 9,48 mit einer Streuung (Dispersion $= \pm \sqrt{\frac{(\overline{r^2})}{n-1}}$) von $\pm 1,02$; er

Tabelle 7

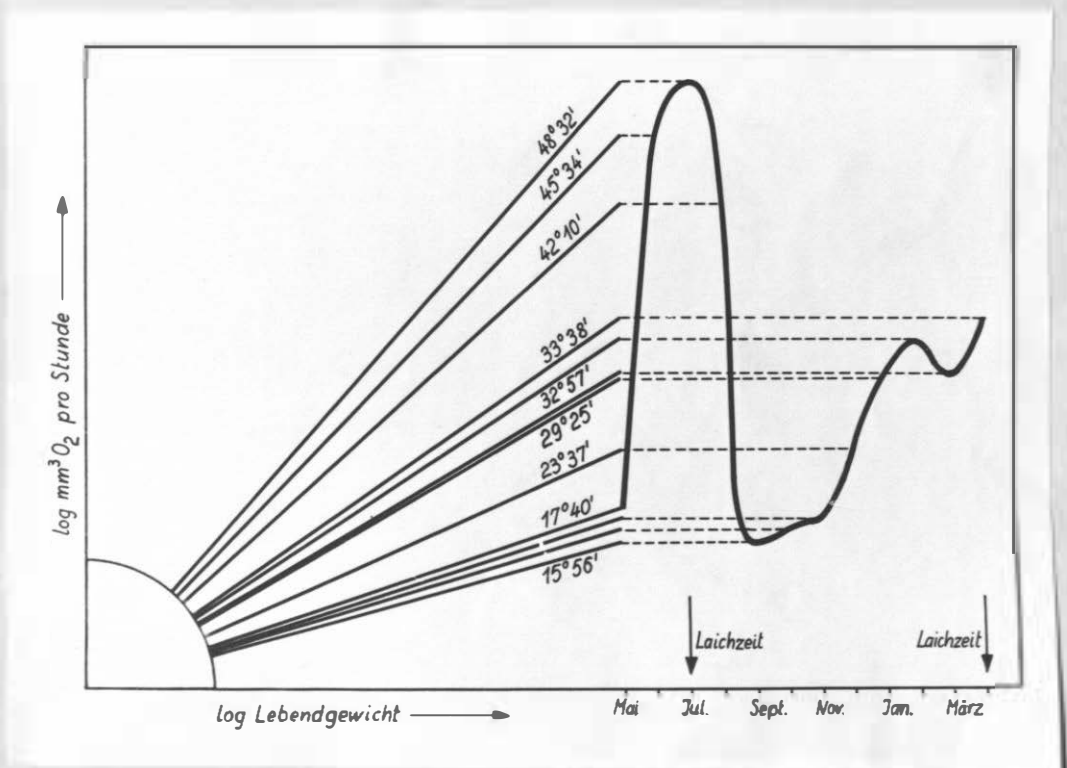
Der Sauerstoffverbrauch von *Asterias rubens* bei
verschiedenen Bezugsgrößen

Gewicht in g	ccm O ₂ /h	ccm O ₂ /h u. 100 g Lg	ccm O ₂ /h u. Lg ^{2/3}
2,1	174	14,5	21,00
4,0	208	9,5	14,81
7,6	349	4,5	8,83
10,5	578	5,2	11,01
13,4	604	4,5	10,54
16,8	634	3,9	9,94
19,3	691	3,6	9,70
22,6	724	3,2	9,09
25,3	773	3,1	8,97
28,4	906	3,3	9,73
31,0	966	3,0	9,30
34,3	936	2,9	8,92
37,5	1204	3,2	10,69
40,1	1138	2,9	9,80
42,8	1017	2,4	8,11
46,3	921	1,9	7,08
51,8	1268	2,7	10,13

bleibt somit fast konstant.

Sowohl Abbildung 12 als auch Abbildung 13 zeigen eine recht große Streuung der Einzelwerte. Aus diesem Grunde wurden die Messungen der verschiedenen Monate einer genaueren Analyse unterzogen. Für die Monate Mai 1956 bis Mai 1957 wurde die Abhängigkeit des individuellen Sauerstoffverbrauches (Ordinate) vom Lebendgewicht (Abszisse), also der Steigwinkel α , berechnet. Dabei stellte sich heraus, daß sehr verschiedene Werte für α resultierten. Um diese Unterschiede übersichtlich herauszustellen, wurden in Abbildung 14 die Steigungen aller Ausgleichsgeraden in ein gemeinsames Koordinatensystem eingetragen. Ihre Schnittpunkte mit einer im Punkte 0 gedachten Ordinate wurden dann durch Parallelverschiebung auf die durch den jeweiligen Monat laufenden Ordinaten übertragen. Diese Punkte wurden durch eine Kurve verbunden. Sie zeigt mit beginnendem Laichen 1956 ein sehr starkes Maximum, im darauffolgenden Jahr wieder mit Laichbeginn ein zweites, diesmal weniger starkes Maximum, dazwischen im September 1956 bei vollständig abgelaichten Gonaden ein Minimum. Diese auffällige Übereinstimmung der Maxima und Minima des Sauerstoffverbrauches mit der Gonadenentwicklung muß wohl dahingehend gedeutet werden, daß durch die Zunahme des Gonadengewichtes (sie kann in Extremfällen bis zu 30 % des Lebendgewichtes betragen) bis zum Laichen und dessen Abnahme nach dem Laichbeginn im Verlaufe einer Entwicklungsperiode eine Oberflächenvergrößerung bzw. -verkleinerung zustande kommt. Bei reifen Gonaden nähert sich der See- sternkörper mehr einer "Kugel", bei abgelaichten Gonaden da-

Abbildung 14

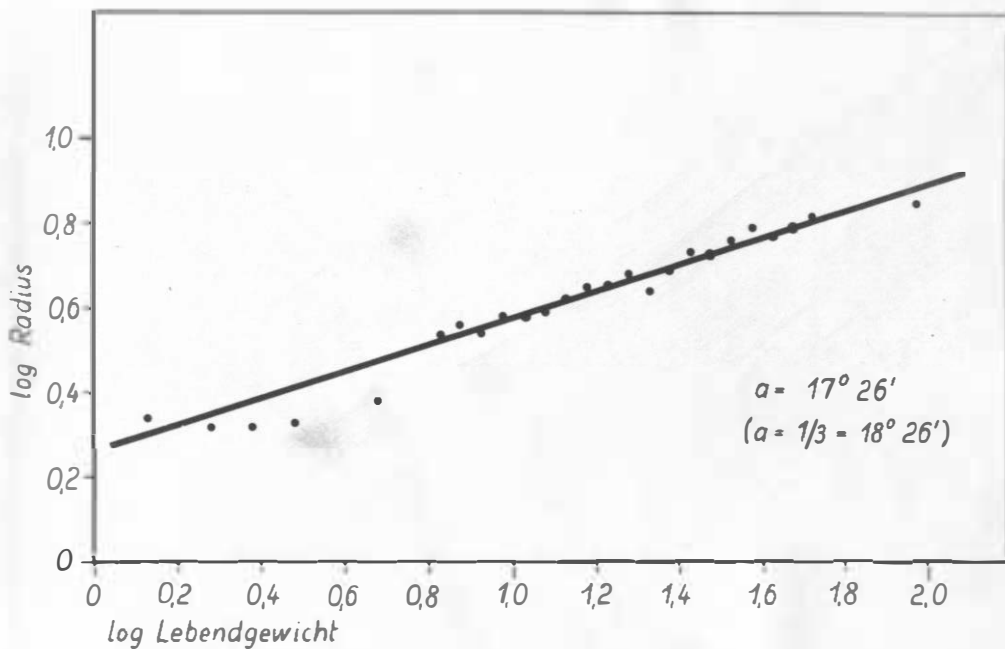


Zusammenfassung der monatlichen Ausgleichsgeraden des individuellen Sauerstoffverbrauches der untersuchten Seesterne in Abhängigkeit vom Lebendgewicht bei doppelt logarithmischer Darstellung

gegen mehr einer "Scheibe". Bei Tieren mit geringerem Durchmesser, wie sie im Sommer 1956 verwandt wurden, könnte sich eine solche Veränderung der Oberfläche stärker bemerkbar gemacht haben als bei Tieren mit größerem Durchmesser, wie sie im Frühjahr 1957 zur Untersuchung gelangten.

Die Beziehungen des Radius zur Oberfläche der Seesterne soll nun im folgenden näher untersucht werden: da die Oberfläche eines Tieres durch die Zweidrittelpotenz des Gewichtes ausgedrückt werden kann, galt es zunächst nach einer Beziehung zwischen Radius und Lebendgewicht zu suchen. Es wurde wieder eine Zusammenfassung der Tiere in Gewichtsgruppen vorgenommen. In einem doppelt logarithmischen Koordinatensystem (vergleiche hierzu Abbildung 15) wurden auf der Abszisse die geometrischen Mittel der einzelnen Gewichtsklassen und auf der Ordinate die geometrischen Mittel der zugehörigen Radien aufgetragen. Die Ausgleichsgerade wurde nach obiger Methode berechnet. Danach beträgt der Steigwinkel $\alpha = 17^{\circ}26'$. Dieser Wert deutet etwa auf eine Abhängigkeit von $\alpha = 1/3 = 18^{\circ}26'$ hin. Für eine eingehendere Untersuchung dieses Abhängigkeitsverhältnisses fehlte mir nun eine zweite Größe, die in einer mathematisch faßbaren Beziehung zum Lebendgewicht steht. Am geeignetsten hierfür erschien das Volumen der Tiere. Da von mir keine Volumenbestimmungen vorgenommen worden waren, mußte ich auf einige Werte von MEYER (1935) zurückgreifen. Ihre Tabelle Nr.20/1, Ostseetiere (Zool. Jahrb. 55, S.388), enthält neben den Angaben von Ra-

Abbildung 15



Die Abhängigkeit des Radius vom Lebendgewicht der untersuchten Seesterne bei doppelt logarithmischer Darstellung

Die einzelnen Punkte stellen geometrische (= arithmetische Mittelwerte der Logarithmen) Mittelwerte verschiedener Gewichtsklassen dar

dius und Lebendgewicht auch das Volumen von zehn Tieren. Die Meßwerte dieser zehn Tiere wurden in Abbildung 16 in ein doppelt logarithmisches Koordinatensystem eingetragen. Gerade 1 dieser Abbildung gibt das Abhängigkeitsverhältnis zwischen Volumen und Lebendgewicht, Gerade 2 das Abhängigkeitsverhältnis zwischen Radius und Lebendgewicht wieder. Die Ausgleichsgeraden sind dann nach Augenschein durch die einzelnen Punkte gezogen worden. Gerade 1 hat danach einen Steigwinkel von $\alpha = 45^{\circ}$, Gerade 2 einen solchen von $\alpha = 18^{\circ} 26'$. Auch durch die Werte von MEYER wird somit bestätigt, daß das Verhältnis von Radius zum Lebendgewicht einen Steigwinkel $\alpha = 1/3$ hat.

Beide Geraden der Abbildung 16 haben einen gemeinsamen Nullpunkt, der aber nicht mit dem des Koordinatensystems zusammenfällt. Die mathematische Form dieser beiden Geraden ist dann, wenn das Volumen $V = y_1$, der Radius $R = y_2$ und das Lebendgewicht $Lg = x$ gesetzt wird:

$$\log y_1 = \log x$$

und

$$\log y_2 = 1/3 \log x + 0,48$$

d.h., die Gerade 2 schneidet bei einer Steigung von $1/3$ die y-Achse im Punkte 0,48. Es folgt daraus:

$$3(\log y_2 - 0,48) = \log x$$

oder

$$\log y_1 = 3(\log y_2 - 0,48)$$

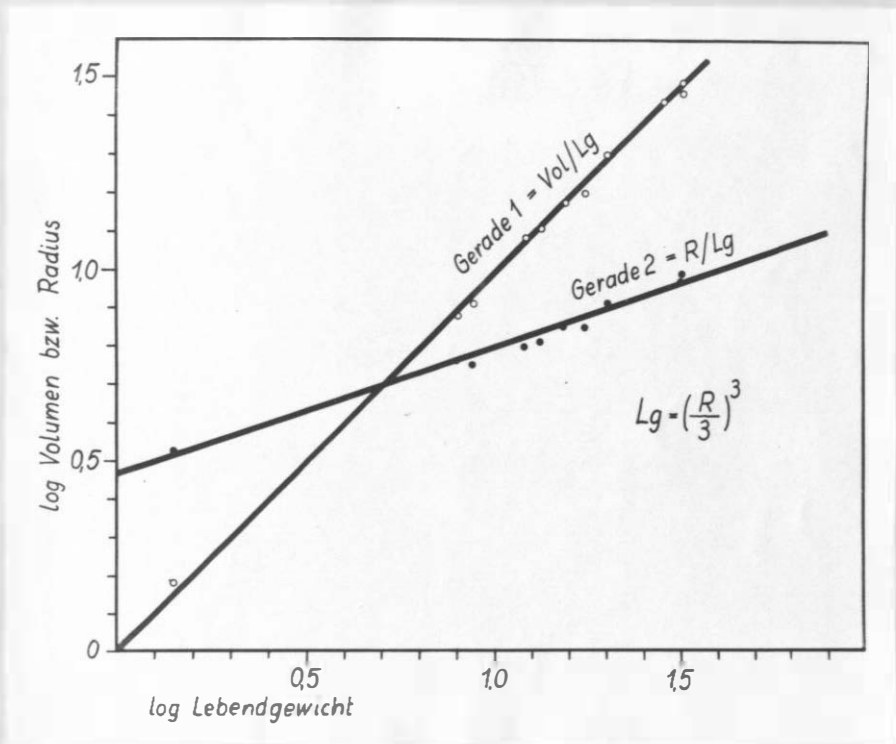
Der Numerus von 0,48 ist aber 3,02. Die Abweichung von $2/100$ von 3 kann vernachlässigt werden, da alle Meßwerte mit einem gewissen Ungenauigkeitsfaktor behaftet sind. Dann ist

$$\log y_1 = 3(\log y_2 - \log 3)$$

oder

$$y_1 = \left(\frac{y_2}{3}\right)^3$$

Abbildung 16



Die Abhängigkeit zwischen Volumen und Lebendgewicht (Gerade 1) bzw. Radius und Lebendgewicht (Gerade 2) der untersuchten Seesterne bei doppelt logarithmischer Darstellung
(Nach Meßwerten von H. MEYER 1935)

Die endgültige Formel lautet also, wenn die ursprünglichen Beziehungen wieder eingeführt werden:

$$V = \left(\frac{R}{3}\right)^3$$

oder, da Volumen und Lebendgewicht direkt proportional sind:

$$Lg = \left(\frac{R}{3}\right)^3$$

Eine strenge Proportionalität ist dabei aber nur in den von MEYER gemessenen Größenordnungen von Radius und Lebendgewicht nachgewiesen und kann außerdem wohl nur dann gelten, wenn der Radius der Tiere im ungereizten Zustand gemessen wird. Die Tiere meiner Versuche wurden dagegen im gereizten Zustand gemessen, denn ihre Werte wurden immer in der Reihenfolge Gesamtlebendgewicht - Radius - Gonadengewicht bestimmt. Aus diesem Grunde liegt wohl der Schnittpunkt der Ausgleichsgeraden mit der y-Achse in-Abbildung 15 mit 0,24 wesentlich niedriger als der in Abbildung 16. Es kann aber angenommen werden, daß für Tiere mittlerer Größenordnung im natürlichen Milieu die Beziehung $Lg = \left(\frac{R}{3}\right)^3$ Gültigkeit hat.

b) Isolierte Gewebe

Weiterhin sollte isoliertes Gewebe von Asterias bei 10°C auf seinen Sauerstoffverbrauch hin untersucht werden. Es wurde hierzu Füßchengewebe gewählt. Dieses besteht im wesentlichen aus einschichtigem Epithel und Muskeln und eignet sich daher besonders gut für unseren Zweck.

Die Atmungsmessungen am Gewebe wurden von mir in einer Warburg-Apparatur (Modell B. Braun) durchgeführt. Dazu wurde in die seitlichen Ansatzstutzen der Atemgefäße je 0,2 ccm 15prozentige Natronlauge zur Absorbtion der Kohlensäure gefüllt. In das Atemgefäß selbst kamen je 2 ccm filtrierte Meerwasser von 15 ‰ Salzgehalt und 10 bis 20 mg Gewebe. Die Schüttelfrequenz betrug 80 - 100 pro Minute; sie reichte aus, um ein Diffusionsgleichgewicht zwischen Gewebe und Luft herzustellen. Jeweils zwei Thermobarometer wurden mit Natronlauge und Meerwasser beschicht. Nach 15 Minuten Anpassung wurden in Abständen von 30 Minuten 3 Stunden lang die Manometer abgelesen. Der Sauerstoffverbrauch blieb während dieser Zeit fast konstant.

Es wurde die Atmung des Füßchengewebes von Seesternen von 0,55 - 85,9 g Lebendgewicht einer Population der Kieler Förde (Tonne C) gemessen; außerdem wurden zwei große Tiere von 123 und 154 g Lebendgewicht aus der Weissnisrinne (30 m Tiefe) untersucht. Waren die Tiere sehr klein, so mußte zur Beschickung eines Atemgefäßes das Füßchengewebe mehrerer Individuen genommen werden. Die Füßchen wurden unter Wasser abgeschnitten, kurz auf Filtrierpapier abgetupft und dann in die vorbereiteten Atemgefäße überführt. Nach Versuchsende wurde das Gewebematerial aus den Atemtrögen abpipettiert und anschließend zwei- bis dreimal mit destilliertem Wasser gespült, darauf bei 100°C getrocknet und nach Abkühlung im Exsiccator gewogen.

Die Ergebnisse der Atmungsmessungen sind in Tabelle 8

Tabelle 8

Der Sauerstoffverbrauch des Fußchengewebes von *Asterias rubens* in Meerwasser von 15 ‰ Salzgehalt und 10°C
(Untersuchung im Warburgapparat)

Datum	Lebendgewicht in g im einzelnen Mittel		Radio- dus in cm	Zahl der Versuche	Sauerstoffverbrauch cmm/h und 100 mg Trockengewicht einzelnen im Mittel	
10.3.57	0,55		1,4	1(4 Tiere)	57,1	
"	0,77		1,5	1(3 Tiere)	61,8	
"	0,80		1,7	1(3 Tiere)	56,0	
"	0,95	0,96	2,1	1(2 Tiere)	57,5	62,5
"	1,3		1,6	1(3 Tiere)	67,1	
"	1,4		2,6	1	57,5	
"	2,1		2,3	1	46,2	
"	2,1		2,5	1	56,0	
"	3,1		2,1	1	56,4	
25.3.57	3,6	4,4	2,7	1	41,4	46,3
10.3.57	4,2		2,9	1	50,8	
23.3.57	7,3		3,9	2	35,6	
10.3.57	8,6		3,5	1	37,8	
1.3.57	28,6		4,8	2	30,5	
26.2.57	32,7		5,8	5	41,7	
23.3.57	33,0		6,0	3	30,6	
1.3.57	34,7		5,7	3	33,6	
26.2.57	37,6		6,0	6	34,5	
1.3.57	40,3	39,2	6,0	3	31,0	34,0
23.3.57	41,7		6,1	2	34,9	
25.2.57	42,0		5,9	3	33,8	
"	44,3		6,1	2	36,0	
23.3.57	47,5		6,3	3	34,1	
1.3.57	48,6		6,4	3	33,8	
23.3.57	85,9		7,7	2	29,6	
"	123,0	121,0	8,5	2	32,4	31,6
"	154,0		9,3	2	32,7	

nach dem Lebendgewicht der benutzten Seesterne geordnet wiedergegeben. Der Sauerstoffverbrauch wurde auf cm^3 pro Stunde und 100 mg Trockengewicht berechnet. Aus der Tabelle geht hervor, daß nur sehr kleine Tiere einen etwas höheren Sauerstoffverbrauch ihres Füßchengewebes haben.

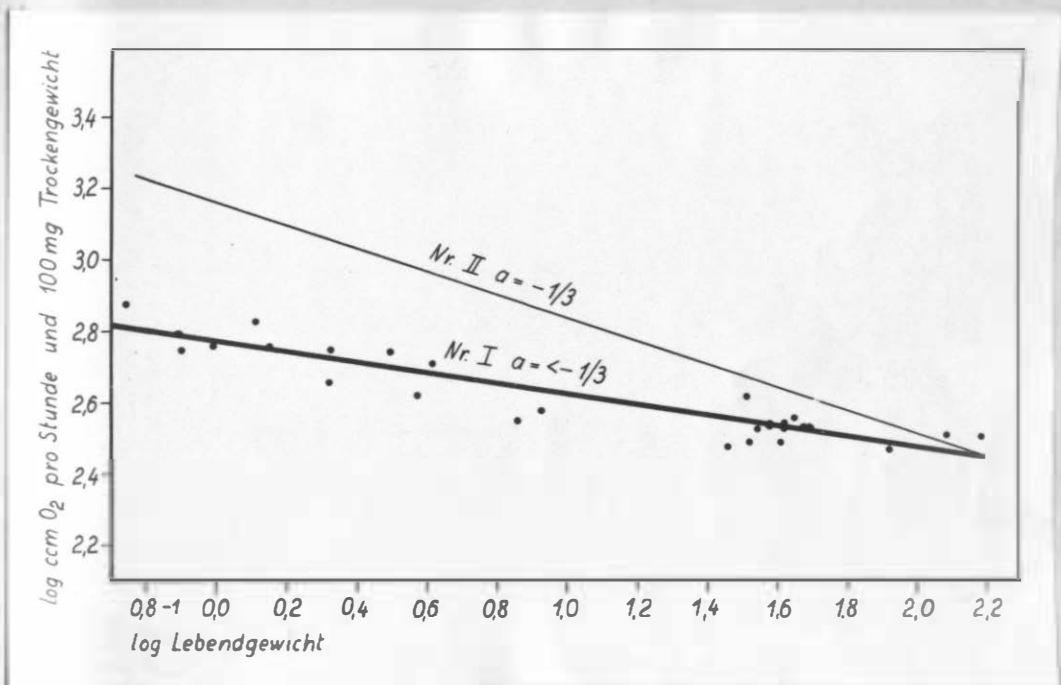
In Abbildung 17 wurden die Werte der Tabelle 8 unter Nr. I in ein doppelt logarithmisches Koordinatensystem eingetragen. Da der Sauerstoffverbrauch auf 100 mg Trockengewicht berechnet ist, wird der Exponent der Ausgleichsgeraden nach der Formel

$$\frac{O_2}{W} = .p \cdot W^{2/3 - 1}$$

negativ. Zum Vergleich wurde in derselben Abbildung der Sauerstoffverbrauch pro 100 g Lebendgewicht ganzer Tiere in Abhängigkeit vom Lebendgewicht dargestellt (Nr. II). Die Umrechnung des in Abbildung 13 wiedergegebenen Steigwinkels erfolgte ebenfalls nach obiger Formel. Ein solcher Vergleich ist möglich, obgleich die Gewebeatmung auf das Trockengewicht und die Atmung ganzer Tiere auf das Lebendgewicht bezogen sind, denn die Exponenten der Ausgleichsgeraden ändern sich ja dadurch nicht, und lediglich auf diese kommt es hierbei an.

Abbildung 17 beweist, daß die Beziehungen der Stoffwechselintensität ganzer Tiere und derjenigen isolierten Füßchengewebes zur Tiergröße nicht parallel verlaufen, d.h. daß diese Beziehung zur Körpergröße beim isolierten Füßchengewebe weniger stark ausgeprägt ist als bei ganzen Tieren.

Abbildung 17



Abhängigkeit der Gesebeatmung (Füßchengewebe) von
der Größe der untersuchten Seesterne (Nr. I)

Abhängigkeit des Sauerstoffverbrauches ganzer In-
dividuen von der Größe der untersuchten See-
sterne (Nr. II)

V. Diskussion der Ergebnisse

=====

Die in den vorhergehenden Kapiteln geschilderten Beobachtungen haben gezeigt, daß der in morphologischer Hinsicht so komplizierte Seestern sich physiologisch in mancher Beziehung relativ einfach verhält: Seine Stoffwechselintensität wird besonders stark von den Außenfaktoren, d.h. den physikalischen und chemischen Eigenschaften des Mediums, beeinflusst. Der Ruheumsatz steigt und fällt mit der Temperatur. Die Adaptationszeit, die notwendig ist, um einen der jeweiligen Temperatur entsprechenden Sauerstoffverbrauch zu erreichen, beträgt nicht mehr als einen Tag. In hohem Maße ist die Stoffwechselintensität von der Sauerstoffspannung des Außenmediums abhängig. Eine gewisse Regulation ist in diesem Falle vielleicht dadurch möglich, daß der Seestern bei niedriger Sauerstoffspannung des Mediums seine respiratorische Oberfläche durch stärkeres Ausstrecken der Füßchen etwas vergrößert. Weitere Atmungs- und Ventilationsregulationen scheinen ihm jedoch zu fehlen. Im übrigen hängt das Niveau des Ruheumsatzes weniger vom Lebendgewicht als vielmehr von der Oberfläche, d.h. der Größe des respiratorischen Areal, ab. Der Ruheumsatz ganzer Seesterne ist dementsprechend proportional der Zweidrittel-Potenz des Lebendgewichtes. Hierbei ist zu beachten, daß die Größe der Seesterne, wie sie beispielsweise durch den Radius ausgedrückt werden kann, nicht in jedem Fall proportional der Oberfläche ist. Ein durch Gonadenwachstum schwererer Seestern hat bei gleichem Radius eine im Verhältnis zum Gewicht kleinere Oberfläche. Andere "innere" Fak-

toren, wie etwa der Ernährungszustand der Seesterne oder der Entwicklungszustand ihrer Gonaden, haben nur geringen Einfluß auf den Ruheumsatz. Die Gewebeatmung sehr kleiner Seesterne (Füßchengewebe) ist intensiver als die größerer Exemplare; der Unterschied ist aber nicht so groß, wie er bei dem auf das Gewicht bezogenen Ruheumsatz ganzer sehr kleiner bzw. größerer Individuen vorhanden ist.

Über die tatsächlichen Schwankungen der Stoffwechselintensität von *Asterias rubens* im Wasser der Kieler Förde während eines Jahres kann ich auf Grund der oben berichteten Messungen nicht ohne weiteres Angaben machen. Der Ruheumsatz wird ja nicht nur von der Temperatur des Außenmediums, sondern auch von dem Salzgehalt und der vorhandenen Sauerstoffspannung (d.h. einem etwa vorhandenen Sättigungsdefizit) beeinflußt. Nach den Untersuchungen von MEYER (1935) schwankt die Stoffwechselintensität in einem Salzgehaltsbereich von 12 bis 20 ‰ (das sind etwa die möglichen Salzgehaltsschwankungen im Wasser der Kieler Förde während eines Jahres) nur un-
erheblich; erst über- und unterhalb dieser Salzgehaltsgrenzen macht sich der Einfluß der osmotischen Konzentration auf den Ruheumsatz der Seesterne bemerkbar. Außerdem entspricht die im Wasser der Kieler Förde am Standort der untersuchten Seesterne gemessene Sauerstoffspannung während des ganzen Jahres in weiter Annäherung etwa dem Sättigungswert. Wie aus Tabelle 9 hervorgeht, betrug das Sauerstoffdefizit zwischen der maximalen Sauerstoffsättigung und dem tatsächlichen Sauerstoffgehalt am Fundort nur im September 1956 mehr als 10 % des Sättigungswertes. Man kann also wohl mit Recht annehmen,

Tabelle 9

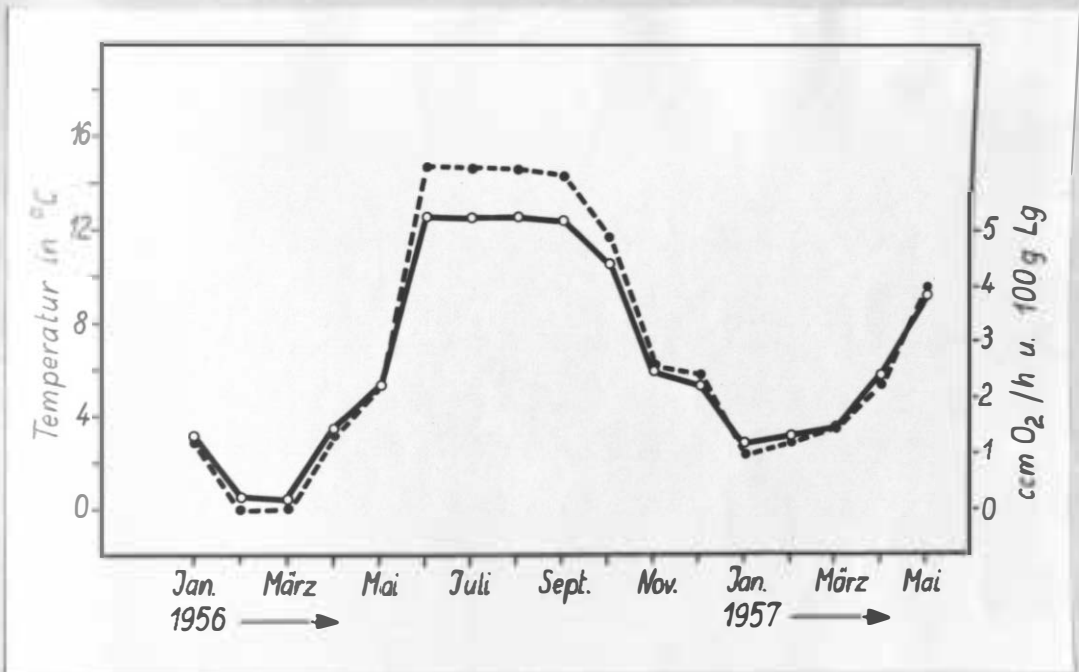
Berechnung des Sauerstoffdefizites vom Fundort der Versuchstiere (Kieler Förde, Tonne C, 10 m Tiefe)

Datum	Salzgehalt in ‰	Chlorid- anteil in ‰	Tempe- ratur in °C	O ₂ - G e h a l t Sättig. ccm/l	gef. ccm/l	Defizit ccm/l
24. 5.56	15,90	8,79	5,29	8,09	8,30	+ 0,21
28. 6.56	13,47	7,44	14,74	6,72	6,80	+ 0,08
18. 7.56	15,47	8,56	14,72	6,64	7,11	+ 0,47
28. 8.56	17,01	9,41	14,60	6,59	6,28	- 0,31
11. 9.56	18,03	9,97	14,30	6,59	5,50	- 1,09
2.10.56	17,08	9,45	14,09	6,65	6,27	- 0,38
31.10.56	17,20	9,51	9,60	7,29	7,28	- 0,01
27.11.56	17,53	9,70	6,20	7,85	7,98	+ 0,13
20.12.56	17,88	9,89	5,80	7,90	7,78	- 0,12
23. 1.57	17,93	9,92	2,35	8,60	8,33	- 0,27
21. 2.57	18,26	10,10	2,94	8,45	7,71	- 0,74
20. 3.57	15,40	8,52	3,51	8,49	8,72	+ 0,23
16. 4.57	14,49	8,01	5,26	8,19	8,37	+ 0,18
14. 5.57	14,92	8,25	9,38	7,43	7,53	+ 0,10

daß die beiden zuletzt genannten Faktoren (Salzgehalt, Sauerstoffspannung) geringere Bedeutung haben und daß der Einfluß der Temperatur auf den Stoffwechsel der Seesterne bei weitem überwiegt.

Auf Grund der während der Untersuchungszeit im Wasser des Fundortes gemessenen Temperaturen und mit Hilfe der im Laboratorium bei 10°C monatlich bestimmten Atmungswerte sowie der experimentell ermittelten Temperaturabhängigkeit des Stoffwechsels läßt sich nun aber eine wahrscheinliche Jahreskurve des Umsatzes von *Asterias* in freier Natur, d.h. in 10 m Tiefe bei Tonne C der Kieler Förde, berechnen. Diese errechnete Jahreskurve der Stoffwechselintensität von *Asterias rubens* ist in Abbildung 18 wiedergegeben. Sie deckt sich fast genau mit der Jahrestemperaturkurve am Fundort.

Abbildung 18



Mittlere monatliche Wassertemperaturen am Fundort der untersuchten Seesterne (Kieler Förde, Tonne C, 10 m Tiefe) von Januar 1956 bis Mai 1957 (gestrichelte Kurve)

Wahrscheinliche Werte der Stoffwechselintensität der untersuchten Seesterne am Fundort während eines Jahres

VI. Zusammenfassung

=====

1. Der Einfluß verschiedener Temperaturen (5° , 10° , 15°C) auf die Stoffwechselintensität von *Asterias rubens* wurde untersucht. Ihre Höhe ist besonders von der jeweiligen Wassertemperatur abhängig. Bei 10°C -Sprüngen ($5^{\circ} \rightarrow 15^{\circ}$, $15^{\circ} \rightarrow 5^{\circ}\text{C}$) wurde eine maximale Adaptationszeit von 24 Stunden festgestellt. Der Temperaturquotient Q_{10} betrug im Mittel 2,7. Das Stoffwechselniveau einiger Wintertiere lag bei 5°C etwas niedriger als das von Sommertieren bei der gleichen Temperatur.
2. Der Ruheumsatz von Seesternen stieg im Meerwasser mit überhöhter Sauerstoffspannung (28 ccm O_2/l bei 10°C) auf das 3- bis 4fache des Ausgangswertes in Meerwasser mit normaler Sauerstoffspannung (6,8 ccm O_2/l bei 10°C); er blieb unter diesen Bedingungen trotz gewisser Schwankungen drei Tage lang konstant.
3. In Meerwasser von halber Sauerstoffspannung (3,2 ccm O_2/l bei 10°C) sank die Stoffwechselintensität um $1/2$ bis $1/3$ des Ausgangswertes in Meerwasser mit normaler Sauerstoffspannung, um innerhalb der ersten zwei Stunden wieder etwas anzusteigen. Es wird vermutet, daß dieser relative Wiederanstieg des Sauerstoffverbrauches nach plötzlicher Senkung der Sauerstoffspannung auf eine Vergrößerung der Respirationsfläche durch Ausstrecken der Füßchen zurückzuführen ist. Auch hier blieb der Sauerstoffverbrauch nach dem anfänglichen Wiederanstieg drei Tage lang konstant.

4. Es wurde der Sauerstoffverbrauch einiger Seesterne während einer fünfmonatigen Hungerzeit bei 15°C verfolgt. Trotz Abnahme des Gewichtes (rund 12 %) blieb der Umsatz unter diesen Bedingungen etwa zwei Monate lang konstant, um dann aber langsam zu sinken. Die Gonaden waren am Schluß der Hungerperiode für die Jahreszeit weit entwickelt, erschienen aber geschädigt.
5. Der Sauerstoffverbrauch weist keinen Tag-Nacht-Rhythmus auf.
6. Die Gonadenentwicklung wurde an einer großen Zahl männlicher und weiblicher Seesterne während eines ganzen Jahres verfolgt. Der Sauerstoffverbrauch pro 100 g Lebendgewicht blieb in dieser Zeit fast konstant!
7. Es besteht eine Abhängigkeit des individuellen Sauerstoffverbrauches verschieden großer Seesterne von dem Umfang der Oberfläche ($a = 2/3$; entsprechend einem Winkel von $31^{\circ}31'$).
8. Für ungereizte, nicht kontrahierte Seesterne wird eine Beziehung von $Lg = \frac{R}{3}^3$ (Lg = Lebendgewicht, R = Radius) angenommen.
9. Der Sauerstoffverbrauch von isoliertem Fußchengewebe verschieden großer Seesterne wurde manometrisch untersucht. Das Fußchengewebe sehr kleiner Tiere atmet relativ stärker als das größerer Individuen, jedoch besteht keine Parallelität des Gewebeumsatzes mit dem Ruheumsatz ganzer Tiere.
10. An Hand der Untersuchungsergebnisse wird eine hypotheti-

sche Kurve der Stoffwechselintensität der untersuchten Seesternpopulation unter den am Fundort (10 m Tiefe bei Tonne C in der Kieler Förde) herrschenden Bedingungen abgeleitet.

Die vorliegende Arbeit wurde im Institut für Meereskunde auf Anregung und unter Leitung von Herrn Professor Dr. C. S c h l i e p e r durchgeführt. Für seine stete Hilfsbereitschaft und Förderung in allen wissenschaftlichen Fragen, aber auch für seine menschliche Anteilnahme möchte ich ihm meinen besonderen Dank aussprechen. Ferner möchte ich dem Kapitän unseres Forschungskutters, vormalig "Südfall", jetzt "Herrmann Wattenberg", Herrn O h l , für die Beschaffung des Versuchsmaterials danken.

Literaturverzeichnis

- Barnes, H., und H.T.Powell
The growth-rate of juvenile *Asterias rubens* L.
J.Mar.Biol.Assoc.U.K. 30, 381-385, 1951
- Bertalanffy, L. von, Metabolic types and growth types.
Amer.Nat. 85, 111-117, 1951
- Bertalanffy, L. von, Theoretische Biologie, Bd.II: Stoffwechsel, Wachstum.
2.Aufl., A.Franke A.G., Bern 1951
- Bertalanffy, L. von, und R.R.Estwick
Tissue respiration of musculature in relation to body size.
Amer.J.Physiol. 173, 58-60, 1953
- Bertalanffy, L. von, und J.Krywienczyk
The surface rule in crustaceans.
Amer.Nat. 87, 107-110, 1953
- Bertalanffy, L. von, und W.J.Pirozynski
Tissue respiration and body size.
Science 113, 599-600, 1951
- Bertalanffy, L. von, und W.J.Pirozyneki
Tissue respiration, growth, and basal metabolism.
Biol.Bull. 105, 240-256, 1953
- Bock, J., und C.Schlieper
Über den Einfluß des Salzgehaltes im Meerwasser auf den Grundumsatz des Seesternes *Asterias rubens* L.
Kieler Meeresforschungen 9, 201-212, 1953
- Borei, H., und S.Lybing
Oxygen uptake of *Asterias* before hatching.
Nature 163, 451-452, 1949
- Bottazzi
Die Regulation des osmotischen Druckes im tierischen Organismus.
Physikal.-Chem. u. Medizin, Hrsg. A.v.Koranyi u. P.F.Richter, 1, 475-481,
Leipzig 1907
- Bruce, J.R.
The respiratory exchange of the mussel (*Mytilus edulis* L.).
Biochem.J. 20, 821-846, 1926

- Chadwick, H.C. Asterias, XXV.
Univ. Press of Liverpool, Hodder &
Stoughton Ltd., London 1935
- Davison, J. An analysis of cell growth and metabolism
in the crayfish (*Procambarus Alleni*).
Biol. Bull. 110, 264-273, 1955
- Eichelbaum Über Nahrung und Ernährungsorgane von
Echinodermen.
Diss. Kiel 1909
- Ellenby, C. Oxygen consumption and cell size. A com-
parison of the rate of oxygen consumption
of diploid and triploid prepupae of
Drosophila melanogaster.
Journal of experimental Biology, 30,
475-491, 1953
- Fischer, R.A. Statistical methods for research workers.
6. Aufl., Oliver & Boyd, Edinburgh 1936
- Gemmill, J.F. The development and certain points in the
adult structure of the starfish *Asterias*
rubens L.
Phil. Trans. R. Soc., Ser. B, 205, 217-294,
London 1914
- Grafe, E. Probleme der Gewebeatmung.
Dtsch. Med. Wschr. 51, 640-642, 1925
- Hover, J.M., und P.G. Gustavson Rate of respiration as related to age.
Jour. Gen. Physiol., 10, 33-39, 1926
- Hyman, L.H. The effect of oxygen tension in oxygen
consumption in *Planaria* and some
Echinoderms.
Physiol. Zoöl. 2, 505-534, 1929
- Kittel, A. Sauerstoffverbrauch der Insekten in Abhän-
gigkeit von der Körpergröße.
Zeitschr. vergl. Physiol. 28, 533-562, 1941
- Kleiber, M. Body size and metabolic rate.
Physiol. Rev. 27, 511-541, 1947
- Koller, S. Graphische Tafeln zur Beurteilung stati-
stischer Zahlen.
Verlag von Theodor Steinkopff, Dresden
und Leipzig 1943
- Kowalski, R. Untersuchungen zur Biologie des Seester-
nes *Asterias rubens* L. in Brackwasser.
Kieler Meeresforschungen 11, 201-213, 1955

- Krebs, A.H. Body size and tissue respiration.
Biochem. et Biophys. Acta 4, 249-269, 1955
- Krywienczyk, J. Körpergröße, Körperzeiten und Energiebilanz, IV: Körpergröße, O₂-Konsum und Kriechgeschwindigkeit bei Prosobranchiern.
Zeitschr. vergl. Physiol. 34, 6-13, 1952
V: Körpergröße, O₂-Konsum und Kriechgeschwindigkeit bei Wasserpulmonaten.
Zeitschr. vergl. Physiol. 34, 14-19, 1952
- Lehmann, G. Das Gesetz der Stoffwechselreduktion.
Handbuch der Zool. 8, 1-32, 1956
- Ludwig, W., und J. Krywienczyk Körpergröße, Körperzeiten und Energiebilanz, III: Der Sauerstoffverbrauch von Muscheln in Abhängigkeit von der Körpergröße.
Zeitschr. vergl. Physiol. 32, 464-467, 1950
- Marshall, S.M., und A.P. Orr The biology of a marine copepod.
Oliver & Boyd, Edinburgh, London 1955
- Meyer, H. Die Atmung von Asterias rubens und ihre Abhängigkeit von verschiedenen Außenfaktoren.
Zoolog. Jahrb., Abt. Allg. Zool. u. Physiol., 55, 349-398, 1935
- Onle, W. Die chemische und die elektrochemische Bestimmung des molekular gelösten Sauerstoffes der Binnengewässer.
Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie, Nr. 3, 1953
- Pampapathi Rao, K., und Theodore H. Bullock Q₁₀ as a function of size and habitat temperature in Poikilotherms.
Amer. Nat. 88, 33-44, 1954
- Precht, H., J. Christopherson und H. Hensel Temperatur und Leben.
Springer-Verlag, Berlin, Göttingen, Heidelberg 1955
- Remane, A., und C. Schlieper Die Biologie des Brackwassers.
S. 348 ff, Stuttgart 1958
- Schlieper, C. Über die Einwirkung niederer Salzkonzentrationen auf marine Organismen.
Zeitschr. vergl. Physiol. 9, 478-514, 1929

- Schlieper, C. Die Brackwassertiere und ihre Lebensbedingungen vom physiologischen Standpunkt aus betrachtet. Verh.int.Verein.f.theor.u.angew.Limnologie 6, 113-146, 1932
- Schlieper, C. Über die Physiologie der Brackwassertiere. Verh.int.Verein.f.theor.u.angew.Limnologie 13, 710-717, 1958
- Schreck, R. Logarithmic correlation coefficients and regression equations. Human Biol. 14, 95, 1942
- Smith, G.F.M. Temperature as a factor in starfish distribution. Biol.Board Canada, Progress Rep.17, Atlantic Biol.Stat. St.Andrews N.B. 1936
- Thorson, G. Reproduction and larval development of danish marine bottom invertebrates. Meddelser fra Kommissionen for Danmarks Fiskeri og Havundersogelser, Serie Plankton, 4, 1-523, 1946
- Vernberg, F.J. The respiratory metabolism of tissue of marine teleosts in relation to activity and body size. Biol.Bull. 106,3, 360-370, 1954
- Ververs, H.G. The biology of Asterias rubens L. - Growth and reproduction. J.Mar.Biol.Assoc.U.K. 28, 165-187, 1949
- Waede, M. Über den Einfluß des Außenmediums auf die Temperaturtoleranz einiger Knochenfische. Diss. Kiel 1953
- Weymouth, F.W., J.Field II und M.Kleiber Relationship between body size and metabolism. Proc.Soc.Exp.Biol.Med. 49, 367-370, 1942
- Weymouth, F.W., J.M.Crismon, V.E.Hall, H.S.Belding und J.Field II Total and tissue respiration in relation to body weight. A comparison of the kelp crab with other crustaceans and with mammals. Physiol.Zoöl. 17, 50-71, 1944
- Will, A. Körpergröße, Körperzeiten und Energiebilanz, VI: Körpergröße und O₂-Konsum bei Schaben und Asseln (Isopoden). Zeitschr.vergl.Physiol. 34, 20-25, 1952

Lebenslauf

An 28.4.1931 wurde ich, Ortrud von Bismarck geb. Büchel, als Tochter des Revisors Franz Büchel und seiner Ehefrau Anna-Marie, geb. Papesch, in Berlin geboren. Ich besitze die deutsche Staatsangehörigkeit.

Von 1937 bis 1941 besuchte ich die Volksschule und von 1941 bis 1943 das Cäcilien-Oberlyceum in Berlin. 1943 wurden meine Eltern nach Walsrode/Hannover evakuiert; dort besuchte ich bis 1949 die Aufbauschule. Von 1949 bis 1951 war ich Schülerin der Waldorfschule in Bomlitz, wo ich Ostern 1951 die Reifeprüfung bestand.

Das Studium der Biologie begann ich im Wintersemester 1951 an der Johann-Wolfgang-Goethe-Universität in Frankfurt und setzte es im Sommersemester 1953 an der Christian-Albrechts-Universität in Kiel fort.

Meine akademischen Lehrer in Frankfurt waren die Herren Professoren und Dozenten: Czerny, Egle, Giersberg, Kramp, Magnus, Montfort, Rietschel, zur Strassen.

Meine akademischen Lehrer in Kiel waren die Herren Professoren und Dozenten: Ax, Christiansen, Hahn, Hoffmann, Lenz, Ohle, Overbeck, Precht, Raabe, Reese, Remand, Schlieper, Straka, Strenzke, Tischler, Törnquist, Wittlich, Wüst.